Histologische Untersuchungen über Rückbildungserscheinungen an Süßwasser- und Meereshydroiden

Mit 46 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der Philosophischen Fakultät der Universität Basel

vorgelegt von

Karl Bäschlin
aus Schaffhausen

1932

Histologische Untersuchungen über Rückbildungserscheinungen an Süßwasser- und Meereshydroiden

Mit 46 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der Philosophischen Fakultät der Universität Basel

vorgelegt von

Karl Bäschlin
aus Schaffhausen

1932

Genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Prof. Dr. A. Portmann und Pd. Dr. R. Geigy.

Basel, den 4. Mai 1932.

Prof. Dr. A. Buxtorf
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 52. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 1932.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und R. Hesse in Berlin.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 224
Material und Technik 225
A. Experimenteller Teil 226
Syncoryne spez. 226
Äußerer Ablauf der Dedifferenzierung 226
Histologie der Dedifferenzierung 230
1. Frühe Reduktionsstadien 231
2. Kolbenstadium 239
3. Köpfchenstadium 243
4. Abweichender Reduktionsvorgang 243
Coryne spez. 245
Äußerer Ablauf der Dedifferenzierung 245
Histologie der Dedifferenzierung 245
1. Frühe Reduktionsstadien 245
2. Kolbenstadium 252
3. Köpfchenstadium 254
Eudendrium ramosum 254
Äußerer Ablauf der Dedifferenzierung 254
Histologie der Dedifferenzierung 256
1. Frühe Reduktionsstadien 256
2. Kolben- und Köpfchenstadium 262
Clytia johnstoni 263
Histologie der Dedifferenzierung 263
Hydra attenuata, Chlorohydra viridissima 270
Äußerer Ablauf der Dedifferenzierung 270
Histologie der Dedifferenzierung 272
Kurze Zusammenfassung der Reduktionsprozesse bei den verschiedenen Arten 276
B. Theoretischer Teil 281
Die Child'sche Gradiententheorie 281
Diskussion der Versuchsergebnisse 284
Zusammenfassung der Versuchsergebnisse 291
Literaturverzeichnis 293
Zeichenerklärung zu den Abbildungen 294

Einleitung.

Es ist eine bekannte Erscheinung, daß die Hydranthen ganzer Hydroidenkolonien innert ein oder zwei Tage verschwinden können, um nach einiger Zeit wieder neu gebildet zu werden. Sind die Tiere im Laboratorium gehalten, so tritt die Reduktion der Hydranthen nach wenigen Stunden ein, auch wenn das Wasser täglich erneuert wird. Die Hydroiden bilden aus diesem Grunde ein äußerst günstiges Material für das Studium von Rückbildungserscheinungen.

CHILD, HUXLEY und andere haben, um dem Reduktionsvorgang einen sicheren und regelmäßigen Ablauf zu geben, die Tiere nicht in gewöhnlichem Seewasser gehalten, sondern in einem solchen, dem geringe Mengen von Giftstoffen beigegeben wurden. Es ist dabei hervorzuheben, daß alle möglichen Substanzen, z. B. KCN, $ZnSO_4$, Äther, Alkohol, Säuren, Basen die Reduktion bewirken, wir haben es also nicht mit irgendwelchen spezifischen Wirkungen dieser Gifte zu tun.

Der äußere Verlauf dieses Reduktionsprozesses ist schon lange bekannt und in Arbeiten von CHILD, HUXLEY, SCHULZE u. a. beschrieben worden; dabei haben aber die histologischen Verhältnisse dieses Vorgangs immer eine sehr geringe Berücksichtigung erfahren, meist wurden sie nur anhangsweise erwähnt. Es erscheint deshalb wünschenswert einmal den Reduktionsverlauf histologisch genau zu untersuchen, auch darum, weil gerade CHILD in den Reduktionsresultaten eine wichtige Bestätigung für seine Gradientenlehre sucht. Die vorliegende Arbeit liefert Material zur Diskussion dieser Theorie.

Für die Untersuchungen wurden sowohl Süßwasser- als auch Meereshydroiden verwendet. Dabei sind aber die Versuchsobjekte nicht alle gleichwertig. Bei den Meereshydroiden wird das Experiment mit einem Teil einer Kolonie durchgeführt, bestehend aus

„Zooid“ und „Stamm“ im Sinne von Huxley, während bei den Süßwasserformen das ganze Tier, nur durch das „Zooid“ vertreten, Verwendung findet. Im Lauf der Arbeit wird sich zeigen, wie weit diese Verschiedenheiten im Reduktionsvorgang zum Ausdruck kommen.

Aus dem Gesagten ergeben sich die Aufgaben, für die durch diese Untersuchungen eine Lösung erstrebt wird. Einmal soll der Reduktionsverlauf für einige Hydroidenarten histologisch und vergleichend möglichst weit geklärt werden. Ferner ist festzustellen, bis zu welchem Grade die morphologischen Beobachtungen und die Resultate der genauen histologischen Untersuchung übereinstimmen. An Hand der neugewonnenen Tatsachen sollen die Deutungsversuche von Child und Huxley kritisch geprüft werden.

Der Titel der Arbeit bedarf vielleicht ein Wort der Erklärung. Die Bezeichnung „Dedifferenzierung“ wurde mit Absicht dem Wort „Reduktion“ vorgezogen, obwohl ich mir bewußt bin, daß die Dedifferenzierungserscheinungen, wie sie sich im Innern der einzelnen Zelle abspielen, wenig berücksichtigt wurden. Das Wort Reduktion wurde darum in den Überschriften vermieden, weil es in der biologischen Nomenklatur bereits vergeben ist für einen Teilprozeß der Reifung der Geschlechtszellen. Im Text dagegen ist es hie und da, rein als Wortabwechslung verwendet worden.

Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann für die Überlassung des Arbeitsgebietes und für die umsichtige Leitung meiner Studien herzlich zu danken. Seinem Amtsvorgänger, Herrn Prof. Dr. F. Zschokke, unter dem ich meine zoologischen Studien begann, sei hier ebenfalls gedankt für sein Wohlwollen und stetes Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat.

Material und Technik.

Die Meereshydroiden der vorliegenden Arbeit wurden in den Jahren 1929 und 1930 in den Stationen Plymouth und Banyuls s/mer gesammelt, während ich das Wintermaterial von *Coryne* der Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. Portmann zu verdanken habe; es ist ebenfalls aus Banyuls s/mer. Die Süßwasserhydroiden stammen aus der Umgebung von Basel. Die Bestimmungen der Meereshydroiden wurde nach Allmann (1871) und Hincks (1868) durchgeführt, die der Süßwassertiere nach Schulze (1922).

Für die Reduktionsversuche wurden ca. alle Wochen einmal eine Stammlösung von 0,5 ‰ KCN hergestellt. Die Lösungen, in

denen die Tiere gehalten wurden, sind täglich erneuert worden. Konzentrationen von 1/1066, 1/2132, 1/4264 der Stammlösung in See- oder Süßwasser haben sich nach einigen Versuchen als die günstigsten herausgestellt. 1/2132 entspricht ca. einer Konzentration von 0,00023 ‰ KCN. Ich bezeichne im folgenden, wenn Konzentrationen erwähnt werden, diese mit 1/2132 usw.

Die Konzentrationen spielen zwar in der Arbeit selber keine große Rolle. Es handelt sich lediglich darum, die Tiere in einer günstigen Zeit zur Reduktion zu bringen, nicht aber um Vergleiche anzustellen über die Reduktionsgeschwindigkeiten der Tiere in den verschiedenen Konzentrationen.

Für das Fixieren lieferten FLEMMING, DUBOSCQ-Brasil, Sublimat-eisessig und ZENKER die besten Resultate. Als Farbmethoden sind neben den üblichen, wie Hämotoxylin-HEIDENHAIN, Hämalaun-Eosin usw. mit Erfolg angewendet worden: PRENANT (in der Modifikation von HOLLANDE), Azan (nach HEIDENHAIN, siehe ROMEIS, Taschenbuch der mikr. Technik 1928), MILLOT (J. MILLOT: Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. Bull. Biol. de France et de Belgique, Supl. 8, 1926).

Von den Figuren beziehen sich No. 1—15 auf *Syncoryne*, 16—24 auf *Coryne*, 26—34 auf *Eudendrium*, 35—41 auf *Clytia*, 42—43 auf *Hydra attenuata* und 44—46 auf *Chlorohydra viridissima*.

A. Experimenteller Teil.

Syncoryne spez. [1])

Arbeiten, die sich mit der Histologie von *Syncoryne* beschäftigen, stammen von E. CITRON (1902) und F. E. SCHULZE (1873).

Äußerer Ablauf der Dedifferenzierung.

Bei der Dedifferenzierung von *Syncoryne* müssen prinzipiell 2 Möglichkeiten unterschieden werden. Entweder verläuft die Reduktion auf einem langsamen, von Stufe zu Stufe leicht kontrollierbarem Weg, der sich bis zur völligen Rückdifferenzierung des Polypen auf etwa 2—5 Tage verteilt, je nach der Konzentration der angewandten Giftlösung, oder, es findet eine sehr rasche Rückbildung statt, wobei innert 24 Stunden der vordere Teil des Polypen einfach zerfällt

1) Eine Angabe der Art kann nicht gemacht werden, da die vorhandene Bestimmungsliteratur für *Syncoryne* und *Coryne* ein sicheres Erkennen nicht ermöglicht.

und eine genaue Beobachtung des Reduktionsprozesses unmöglich gemacht wird. In den späteren Ausführungen wird sich zeigen, daß sich diese beiden Arten der Rückbildung auch im histologischen Bilde unterscheiden. Dabei ist diese zweite Reduktionsmöglichkeit nicht gerade selten, sondern sie macht einen ziemlich hohen Prozentsatz aus (ca. $^1/_4$—$^1/_5$). Allerdings wird sich bei der histologischen Überprüfung wieder zeigen, daß nur selten der extreme Fall der raschen Reduktion erreicht wird, und daß der größte Teil als Zwischenstufen zwischen der normalen und der unregelmäßigen Rückbildungsweise zu bewerten sind.

Die Versuche wurden im sehr heißen Sommer 1929 ausgeführt, was natürlich auch in den Versuchsgefäßen meist eine ziemlich hohe Wassertemperatur von 20—22° C mit sich brachte. Vielleicht ist darin ein Grund zu suchen in dem abnormen Verhalten eines gewissen Prozentsatzes der Tiere. Daß aber die hohe Wassertemperatur nicht allein dafür verantwortlich gemacht werden kann, beweisen Versuche, wo zwei Polypen im selben Gefäß gehalten wurden, wobei das eine Tier eine langsame, das andere eine rasche Dedifferenzierung erfuhr.

Ich gebe zunächst die Darstellung der langsamen Rückbildung.

Die Tiere lassen im allgemeinen während den ersten paar Stunden noch keine äußeren Anzeichen einer Rückbildung erkennen. Der Polyp hat noch seine gewohnte Form, er zieht sich zusammen, streckt sich wieder und spielt mit den Tentakeln. Erst nach durchschnittlich $^1/_2$ Tag (die Zeiten schwanken übrigens, manche Tiere sind nach einem Tag und mehr noch nicht merklich verändert) treten die ersten erkennbaren Wirkungen der Giftlösung an den Tentakeln auf. Sie verkürzen sich etwas, die Beweglichkeit verschwindet; überhaupt wird die Beweglichkeit des ganzen Polypenkörpers stark herabgesetzt, die Tiere nehmen mehr und mehr eine starre Form an. Im sonst durchsichtigen Innern der Tentakel treten dunkle Brocken auf, zuerst am Tentakelgrund, dann in der Mitte und zuletzt ist das ganze Innere mit dunklen, undurchsichtigen Massen angefüllt (Fig. 1). Mit dieser Erscheinung geht ein weiteres Verkürzen der Tentakel einher, und wenn diese Veränderung am obersten Ende des Entoderms auftritt, so ist meistens der ganze Tentakel schon eingefallen, er sitzt nur noch als ein kleiner Höcker dem Polypenkörper auf (Fig. 1 c). Zugleich aber, mit diesem langsamen Zusammenfallen zeigen sich auch Veränderungen am Tentakelkopf.

Die Umrisse desselben werden unbestimmt, einzelne Zellgruppen, vor allem Nesselzellen fallen aus dem Zellverband heraus.

Die Tentakelhöcker bleiben ziemlich lange bestehen, erst allmählich entsteht eine scheinbar einheitliche Oberfläche. Die Stellen

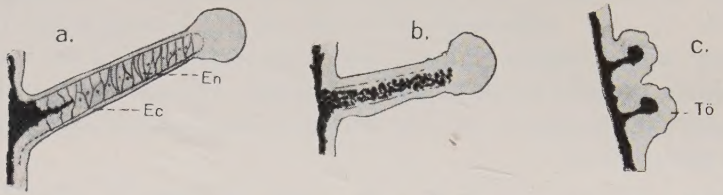

Fig. 1 a, b, c. Tentakel in Reduktion, Beobachtung am lebenden Objekt.

zwar, wo früher Tentakel standen, lassen sich auch auf diesen Stadien noch leicht an zerfallenen Zellhaufen, Nesselzellen erkennen, die an dem nun kolbenartigen Polypenkörper haften geblieben sind (Fig. 2 a). Während die Tentakel langsam resorbiert werden, ändert sich die äußere Form des Polypen; der ehemals längliche Körper geht in

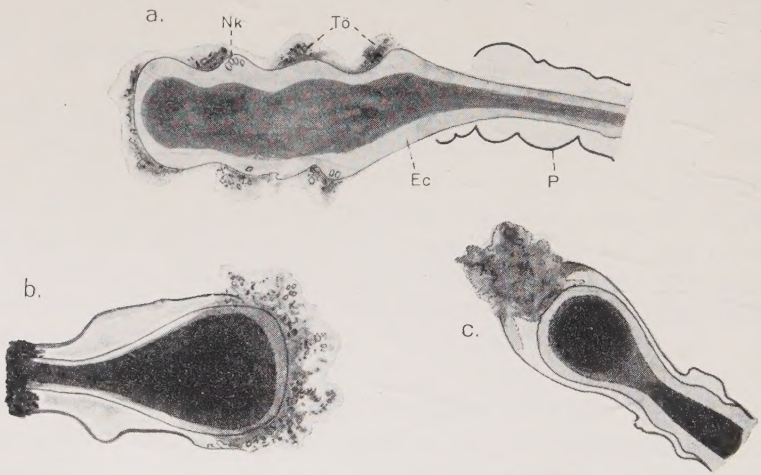

Fig. 2. Rückbildungsstadien von *Syncoryne*. a Hydranth in Reduktion. b Kolbenstadium. c Köpfchenstadium. Beobachtung am lebenden Objekt.

einen gedrungeneren, wie schon bemerkt, kolbenartigen über (Fig. 2 b); der vorher scharf hervortretende Mundkegel verschwindet, der Polyp wandelt sich in einen einheitlichen, ovalen Körper um. Die äußeren Umrisse dieses Reduktionsstadiums sind unbestimmte, meist ist das Vorderende überhaupt nicht zu sehen, weil es in einer dichten Wolke

von zerfallenem Zellmaterial steckt. Eine mindestens zeitweise vorhandene Öffnung am Vorderende ist deshalb anzunehmen, weil das Austreten von isolierten Zellen und Zellbestandteilen aus dem Innern häufig beobachtet wurde.

Beim normalen Tier ist im Innern des Stiels und des Hydranthen ein Flüssigkeitsstrom feststellbar, der in regelmäßigem Wechsel einmal vom Polypen zum Stamm, das andere mal in umgekehrter Richtung fließt. Beim dedifferenzierten Tier werden mit diesem Strom isolierte Zellmassen mitgerissen, um denselben regelmäßigen Wechsel mitzumachen. Man kann z. B. an einem bestimmten Zeitpunkt erkennen, daß das isolierte Zellmaterial eine Bewegung vom Kolben in den Stamm zeigt. Im Stamm bemerkt man ein lebhaftes Fließen der Zellen, wodurch große Partien der Zellklumpen vom Innern des Kolbens mitgerissen und im Stamm verteilt werden. Ein vollständiges Entleeren des Kolbens habe ich nie beobachtet, wohl aber läßt sich deutlich feststellen, daß er heller, durchsichtiger erscheint und sich seine Form sehr oft etwas verkleinert. Nach ca. $^1/_2$—$^3/_4$ Minuten kehrt der Zellstrom um, das Zellmaterial wird wieder dem Kolben zugeführt, macht sein Inneres undurchsichtig und seine Form größer, um dann von neuem wieder entleert zu werden.

Was die weitere Rückbildung des Polypen betrifft, so kann man ein beständiges Kleinerwerden des Kolbens feststellen. Vom vorderen Ende werden die Zellmassen teils ins Innere aufgenommen, teils fallen sie einfach nach außen und zerfallen sehr rasch. Der Kolben geht so allmählich in ein Stadium über, wo das Vorderende des Stiels nur noch durch ein kleines Köpfchen abgeschlossen ist (Fig. 2 c). Die Reduktion erreicht aber an diesem Punkt noch nicht ihr Ende, das Köpfchen wird ebenfalls zurückgebildet und das ehemalige Vorderende schließt ohne besondere Differenzierung ab.

Während dieser ganzen Zeit ist das andere Stielende nicht unverändert geblieben. Mit beginnender Rückbildung des Polypen wächst das Hinterende aus und nimmt mit fortschreitender Dedifferenzierung beständig an Länge zu. Falls diese Verlängerung ausbleibt, so wächst ein Seitenzweig statt des Hauptstolons aus.

In den meisten Fällen gabelt sich das ausgewachsene Stammstück, ein Ast wandelt sein Ende in einen kleinen Polypen um, der andere Ast bildet als Abschluß eine Blase oder bleibt ganz undifferenziert. Der neugebildete Polyp erreicht nur etwa $^1/_4$ der Länge eines normalen Hydranthen, besitzt Tentakel, die einmal gestielt, das andere mal als Höcker dem Polypen aufsitzen; die Tentakel schließen,

wenn sie gut ausgebildet sind mit einem Köpfchen ab, in dem man immer ein paar stark lichtbrechende Nesselkapseln erkennen kann. Dieser Polyp wird sehr rasch wieder reduziert, er bleibt höchstens 2 Tage erhalten und die beiden Gabeläste unterscheiden sich nach seiner Rückbildung durch nichts mehr von einander.

Unter den untersuchten Fällen ist es nur einmal vorgekommen, daß sich ein sekundärer Polyp aus einem ungegabelten Stammauswuchs gebildet hat. Alle übrigen sekundären Polypen entstanden erst nach erfolgter Gabelung, wobei die Gabelstelle verschieden weit vom alten Stammende liegen konnte, einmal direkt am alten Stielende, das andere mal erst nach längerem Auswachsen.

Was die zweite Möglichkeit der Dedifferenzierung betrifft, so zerfällt die vordere Hälfte des Polypen innert $^1/_2$—1 Tag, ohne daß einzelne Zwischenstufen in der Rückbildung feststellbar wären. Der untere, meist noch gut erhaltene Teil geht dann offen, ohne Abschluß in eine Wolke von sehr rasch zerfallendem Zellmaterial über. Die unterste Körperpartie bildet sich in der Folge zu einem Köpfchen um, das allerdings in den meisten Fällen nicht beobachtet werden kann, weil es von abgestorbenem Gewebe ganz verdeckt wird. Auf diesem Stadium scheinen sich die beiden Dedifferenzierungsmöglichkeiten zu vereinigen, um sich später nicht mehr merklich in ihrem Verhalten zu unterscheiden.

Histologie der Dedifferenzierung.

Beim Überblicken der Ergebnisse, die die morphologische Betrachtungsweise geliefert hat, ist das Bestehen eines Gradienten im Sinne Child's nicht in Abrede zu stellen. Die Tentakel und die Mundregion werden zuerst beeinflußt, die Mittel- und Basalpartien des Körpers bleiben scheinbar erhalten. Bei der fortschreitenden Reduktion werden jeweils nur gerade die vordersten Gewebepartien verändert und resorbiert, während in den basalwärts stehenden Regionen die normalen Verhältnisse fortbestehen.

Durch diesen Prozeß wird der Polypenkörper von der langgestreckten Form in eine mehr gedrungenere übergeführt, die am besten als Kolben bezeichnet werden kann und der dann seinerseits wieder durch eine noch kleinere, das sogenannte Köpfchen ersetzt wird.

Wenn zu diesen rein morphologischen Ergebnissen die der Histologie dazu gefügt werden, so ändert sich aber das Bild des ganzen Reduktionsvorgangs wesentlich.

Bei der histologischen Überprüfung hat es sich gezeigt, daß auf den ersten Reduktionsstadien neben den Tentakeln vor allem das Entoderm der unteren und mittleren Körperregionen weitgehende Veränderungen erfährt, Veränderungen, die bei bloßer Beobachtung der äußeren Reduktionserscheinungen nicht wahrgenommen werden können.

Ich erhielt Präparate, bei denen das Entoderm der Mundregion normale Verhältnisse erkennen ließ, während das Entoderm der Mittelpartie zu einem halbhohen Gewebe und das der Basalregion zu einem ganz flachen Epithel umgewandelt war.

Eine solche Beobachtung steht einem Gradienten, der ein Reduktionsgefälle, d. h. eine von vorne nach hinten abnehmende Empfindlichkeit gegen KCN ausdrücken soll, direkt entgegen.

1. Frühe Reduktionsstadien.

a) Tentakel

Im normalen Zustand besteht das Entoderm der Tentakel aus großen, relativ plasmaarmen Zellen, die an beiden Seiten der Mesogloea ansitzen, in der Mittelzone gegeneinander verschränkt sind und einen Hohlraum, wie es bei den Süßwasserhydroiden auftritt, verdrängt haben (Fig. 3, 4). Die scheibenförmige Anordnung, wie

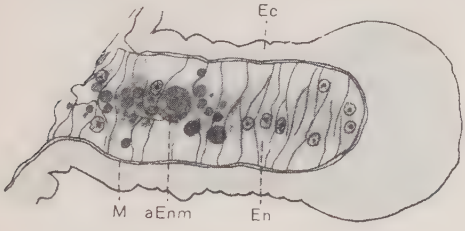

Fig. 3. Tentakel eines normalen Tieres. Fix. Bouin-Duboscq.

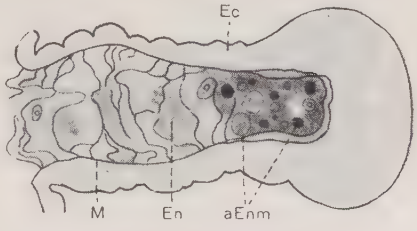

Fig. 4. Tentakel mit beginnender Dedifferenzierung. Fix. Duboscq-Brasil.

sie von den Autoren angegeben wird ist bei *Eudendrium* und den thekaten Formen vorhanden, sie trifft aber nicht zu für *Syncoryne* und *Coryne* und wahrscheinlich noch für andere, naheverwandte Formen. Es sind vor allem die Reduktionsversuche, die diese Anordnung klar erkennen lassen und zugleich zeigen, daß *Syncoryne*, *Coryne* in bezug auf die Tentakelausbildung eine Mittelstellung zwischen Süßwasserhydroiden und thekaten Formen einnehmen.

Bei eintretender Reduktion sind es zuerst die Entodermzellen, die, an der Ansatzstelle beginnend, auseinanderweichen

und dadurch einen Kanal entstehen lassen (Fig. 6, 16). HUXLEY und DE BEER geben an, daß als erste Reduktionswirkung ein Abkugeln von Entodermzellen an der Spitze zu beobachten sei und daß dieser Prozeß nach unten zu fortschreite (Fig. 5). Diese Erscheinung konnte für *Syncoryne* und *Coryne* nicht regelmäßig beobachtet werden; es sind im Gegenteil Präparate vorhanden, wo dieser Prozeß, wie es scheint, an der Basis beginnt, also direkt die umgekehrte Anordnung zeigt (Fig. 4). Ich erhielt ferner Präparate von als „normal" fixierten Tieren, die ebenfalls solche Veränderungen aufwiesen (Fig. 3).

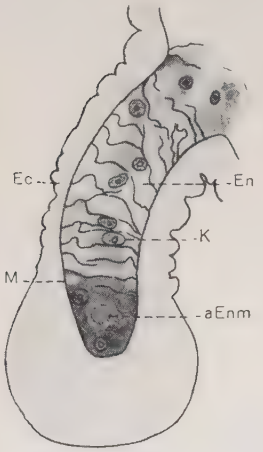

Fig. 5. Tentakel mit beginnender Reduktion. Fix. BOUIN-DUBOSCQ.

Der oben erwähnte, von der Basis zur Spitze sich öffnende Spalt füllt sich mit Zellen, die zum großen Teil aus der Gastralhöhle stammen und wahrscheinlich mehr passiv, durch die beständige Bewegung im Innern, an diese Stellen gelangen. Es sind das die dunklen Zellbrocken, die bereits weiter oben erwähnt wurden (Fig. 1).

Sobald der Achsenkanal im Tentakel die Spitze erreicht hat, sind die ersten Reduktionswirkungen im Ektoderm wahrzunehmen. In einzelnen Zellen am oberen Ende verschwinden die Zellgrenzen, es bilden sich größere oder kleinere Zellkugeln, die meisten ohne Kern, nur aus Plasma bestehend. Die Mesogloea wird an der Tentakelspitze unterbrochen, es bildet sich eine Öffnung, durch die diese abgekugelten Ektodermzellen und die unverändert gebliebenen Nesselkapseln ins Innere einwandern (Fig. 17). Mit diesem Prozeß lösen sich auch die Entodermzellen der entsprechenden Region aus dem Verbande, so daß der Auswanderungsprozeß für Ekto- und Entoderm ungefähr miteinander erfolgt und die Tentakel durch das Fortschreiten dieses Vorgangs nach unten zu kürzer und kürzer werden.

Die äußeren Umrisse der Tentakelköpfchen beginnen mit dem Verschwinden der Zellstrukturen im Ektoderm unregelmäßig zu werden. Die äußere Begrenzungslinie verschwindet an einigen Stellen und dadurch ist die Möglichkeit gegeben, daß Zellelemente nicht nur durch den Tentakel in die Gastralhöhle, sondern auch direkt nach außen fallen können. Das tritt nun tatsächlich ein.

Schon die makroskopische Beobachtung hat erwiesen, daß vor allem Nesselkapseln, aber auch andere Zellelemente diesen Weg einschlagen. Man beobachtet fast regelmäßig an der Tentakelspitze isolierte Nesselkapseln, die allerdings mit dem Ektoderm noch in losem Zusammenhang stehen, das Köpfchen wie einen Schleier umgeben, um bei irgendeiner Gelegenheit sich vom Gewebe zu lösen und nach außen zu fallen (Fig. 3). Welchen Weg nun die Zellen in der Hauptsache einschlagen, ob nach außen, oder in die Gastralhöhle, das ändert sich von Fall zu Fall. Es wurden reduzierte Tentakel beobachtet, die in einer dichten Wolke von zerfallenem Zellmaterial steckten, wo jedenfalls ein Großteil der Zellen nach außen gefallen sind, wieder andere Tentakel, die nur Spuren von an der Außenfläche hängenden Zellen zeigten, wo der Hauptstrom durch das Tentakelinnere in die Gastralhöhle ging.

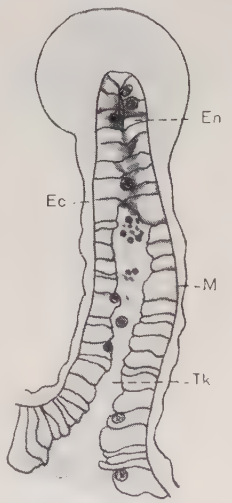

Fig. 6. Tentakel in Reduktion. Kombiniertes, aus zwei benachbarten Schnitten zusammengesetztes Bild. Fix. Duboscq-Brasil.

Die erwähnte Öffnung in der Mesogloea kann nie bei allen Tentakeln eines Polypen beobachtet werden, sondern nur bei durchschnittlich zwei bis drei am selben Tier. Diese Tatsache muß so erklärt werden, daß die Öffnung in den meisten Fällen sehr eng und fein ist, und demzufolge nicht jedesmal bei einem 4 μ dicken Schnitt getroffen wird. Es wurden Reduktionsstadien von Tentakeln untersucht, bei denen keine Öffnung nachweisbar war und die trotzdem ektodermale Zellen, z. B. Nesselkapseln in ihrem Innern aufwiesen. Ferner spricht der Umstand, daß diese Öffnung nicht nur bei *Syncoryne*, sondern auch bei allen übrigen untersuchten Hydroiden regelmäßig beobachtet wurde, sehr dafür, daß das Auftreten einer Öffnung in der Stützlamelle des Tentakels als eine allgemeine Reduktionserscheinung gewertet werden darf. Es ist allerdings auch die Möglichkeit vorhanden, daß die erwähnten Öffnungen wirklich nicht vorhanden wären, die Mesogloea wohl bei einem ersten Reduktionsstoß eine Unterbrechung erhält, sich dann aber wieder schließt, um sich bei weiterer Reduktion erneut zu öffnen. Welche von beiden Möglichkeiten zutrifft, ob die Öffnung beständig vorhanden ist, oder sich zeitweise wieder schließt, konnte nicht ermittelt werden. Im weiteren können Unterbrechungen der Mesogloea nicht nur an den

Tentakeln, sondern auch an allen übrigen Stellen des Körpers auftreten; oft auch, wo eine Öffnung an der Tentakelspitze nicht nachweisbar war, wurden Unterbrechungen am Tentakelgrund beobachtet. In extremen Fällen kann es soweit gehen, daß die Mesogloea des Polypen wenigstens in gewissen Regionen siebartig durchlöchert erscheint. Speziell die nach Prenant gefärbten Präparate gaben sehr wertvolle Aufschlüsse, weil das Grün der Stützlamelle sehr scharf getrennt war von dem Dunkelrot des Protoplasmas.

b) Ektoderm.

Das Ektoderm auf den ersten Reduktionsstadien zeigt am Mundkegel und unterhalb der untersten Tentakel noch annähernd normale Verhältnisse, während die Mittelpartie, innerhalb der die Tentakel stehen, stark veränderte histologische Bilder aufweist.

Das Ektoderm der Mundpartie zeichnet sich mit Ausnahme der äußersten Mundspitze durch regelmäßige scharfe Umrisse nach außen aus, während die Grenzen der einzelnen Zellen gegeneinander mehr oder weniger verschwinden (Fig. 7, 8). An der Mundspitze selber ist das Gewebe weitgehend aufgelöst. Die Zellinhalte sind zu einem großen Teil in einzelne Plasmakugeln aufgelöst, wobei nicht jedesmal das Plasma einer Zelle zu einer Kugel wird, sondern eine Zelle eine große Zahl von kleinen Kugeln bilden kann, und nur jedesmal eine den Kern mitbekommt. Die Kerne selber sind noch ohne erkennbare Veränderungen.

Diese Verhältnisse stimmen nur gerade für die oberste Partie des Mundkegels. Nach unten zu zeigen sich Veränderungen, wie sie auf diesen Reduktionsstadien für das Ektoderm der Mittelpartie charakteristisch sind. Die Breite der Schicht schwillt auf das 3—4fache des normalen Ektoderms an (Fig. 7, 9). Zwar kann man nicht mehr von einer Zellschicht sprechen; das Gewebe besteht aus lauter isolierten Plasmaklumpen, teils mit, meist ohne Kern, oft mit Muskelfasern, die noch an den Plasmateilen anhängen (Fig. 9).

Die äußere Kontur der ganzen Zellschicht ist noch vorhanden; sie zeigt sich aber unregelmäßig und stark gefaltet (Fig. 9). Die Reste der Tentakel werden in vielen Fällen ganz von der breiten Ektodermlage aufgenommen, so daß sie äußerlich nicht auffallen würden, wenn nicht fast immer an den Stellen, wo ehemals Tentakel saßen, abgestorbene Gewebereste haften geblieben wären.

Die Mittelpartie ist, wie schon bemerkt, der Ort, an dem in vielen Fällen, speziell bei *Syncoryne*, die Mesogloea eine große Zahl von

Unterbrechungen aufweist, die einen regen Strom von isolierten Zellen aus dem Ektoderm ins Innere ermöglichen (Fig. 10).

Unterhalb der tiefsten Tentakel verändert sich das Ektoderm sehr rasch und geht in dasjenige der Basalregion über. Die

Fig. 7. Frühes Reduktionsstadium von *Syncoryne*. Fix. Bouin-Duboscq.

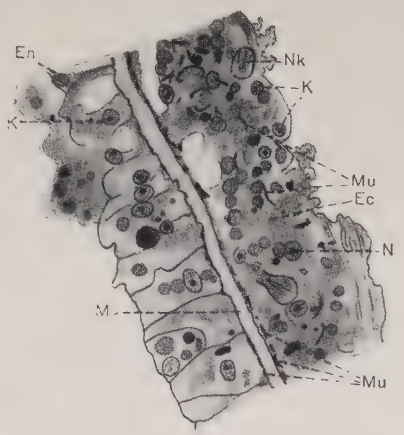

Fig. 9. Frühes Reduktionsstadium. Ekto-Entoderm der Mittelregion des Hydranthen. Fix. Bouin-Duboscq.

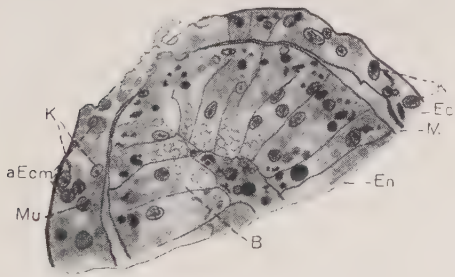

Fig. 8. Mundkegel von *Syncoryne* auf einem frühen Reduktionsstadium. Fix. Bouin-Duboscq.

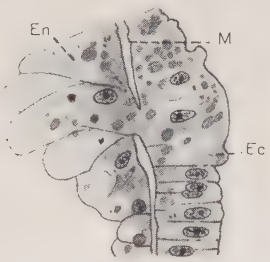

Fig. 10. Frühes Reduktionsstadium. Grenze zwischen dedifferenziertem und normalem Ektoderm. Fix. Bouin-Duboscq.

Breite nimmt ab, nähert sich den normalen Ausmaßen, um dann unvermittelt wieder zelluläre Struktur anzunehmen (Fig. 7, 10).

Die Zellgrenzen sind deutlich zu erkennen, wir haben es mit einem einschichtigen Epithel zu tun, dessen Zellen prismatische bis quadratische Formen zeigen (Fig. 10).

Das Epithel ist vom Ektoderm derselben Region eines normalen Tieres nicht zu unterscheiden.

Was für das Ektoderm der untersten Körperregion gilt, ist auch für das Ektoderm des Stiels zutreffend, sein Aussehen weicht nicht sichtlich von normalen Verhältnissen ab (Fig. 11). Sich bildende Nesselzellen und interstitielle Zellen, welch letztere gerade im Stiel häufig auftreten, werden immer noch beobachtet.

c) Entoderm.

Das Entoderm zeigt histologische Bilder, die mit dem Ektoderm derselben Region nicht übereinstimmen.

Auf den ersten Reduktionsstadien ist es vor allem die Region der mittleren und unteren Körperhälfte, die tiefgreifende Veränderungen erfährt.

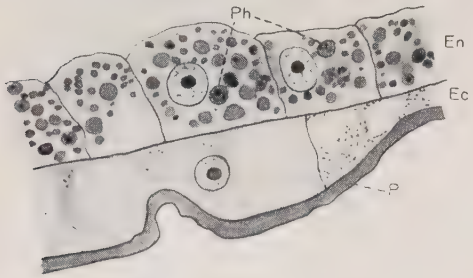

Fig. 11. Ekto-Entoderm des Stiels eines frühen Reduktionsstadiums. Fix. BOUIN-DUBOSCQ.

Fig. 12. Ekto-Entoderm der Basalregion eines frühen Reduktionsstadiums. Fix. BOUIN-DUBOSCQ.

Die Großzahl der Zellen lösen sich aus dem Verbande, kugeln sich ab und gelangen in den Gastralraum, der Rest gliedert sich zu einem flachen Epithel um (Fig. 7, 12).

Ein Aufteilen der Zellen in einzelne kleinere Plasmakugeln ist bei diesem Auswanderungsprozeß, im Gegensatz zum Ektoderm weniger häufig zu beobachten, fehlt aber nie ganz. Dabei können diese, gegeneinander abgegrenzten Plasmakugeln in einer Zelle beieinander bleiben, oder auch jede isoliert in den Gastralraum gelangen.

Was die neuentstandene Entodermschicht betrifft, so sind es zuerst die hintersten Regionen des Polypen, in denen sie gebildet wird, der Prozeß greift aber sehr rasch auf die mittleren Körperpartien über, während die am vorderen Ende gelegenen Entodermschichten, wie wir weiter unten sehen werden, normal erhalten bleiben (Fig. 7, 8).

In der Basalregion erscheint das Epithel als eine ganz flache Zellage, streckenweise sehr plasmaarm, was bewirkt, daß die Fixation

sehr schwierig ist und man mit gewissen Fixationsgemischen, wie Helly sehr schlechte Resultate erzielt. In der mittleren Region wird die Zellschicht etwas höher, geht aber nie über die halbe Breite des normalen Ektoderms hinaus.

In den meisten Fällen ist das ganze Innere des Polypen mit isoliertem Gewebematerial angefüllt (Fig. 7), vorwiegend Ektoderm- und Körnerzellen, wenig Becherzellen (der Mundkegel, der die Becherzellen enthält, ist noch annähernd normal erhalten), ferner Ektodermzellen und Nesselkapseln. Körnerzellen, von bestimmten Autoren auch als Eiweißdrüsenzellen bezeichnet, sind im Normaltier lediglich auf das Entoderm des Gastralraums beschränkt. Es sind hohe Zellen, mit basalstehendem Kern, das Innere der Zellen ist zum größten Teil mit großen Sekretkugeln angefüllt. Die Kerne der ausgewanderten Zellen lassen sich fast immer noch deutlich erkennen, allerdings zeigen sie Veränderungen, die vor allem die Nukleolen betreffen. Wenn bei einer bestimmten Ausdifferenzierung von Hämatoxylin-Präparaten die Nukleolen der Ekto-Entodermzellen, die an der Mesogloea ansitzen und noch als zu einer Zellschicht gehörig, betrachtet werden dürfen, fast alle ausdifferenziert sind, erscheinen im Gegensatz dazu die Nukleolen des aus dem Zellverbande ausgewanderten nicht ausdifferenziert, noch stark schwarz. Diese Verschiedenheit in der Färbbarkeit der Nukleolen von ausgewanderten und noch im Gewebe stehenden Zellen läßt sich nicht nur mit Hämatoxylin, sondern auch mit anderen Färbungen z. B. Champy-Kull nachweisen.

Ferner sind die Größenverhältnisse von Nukleolus zu Kern in den aus dem Gewebe lösgelösten Zellen andere, als in den normalen. Während beim Auswanderungsprozeß die Kerne kleiner werden, bleiben die Nukleolen ungefähr gleich oder nehmen eher etwas an Größe zu. Dadurch verschiebt sich das Größenverhältnis beträchtlich.

Allerdings kann die Kernmembran in vielen Fällen nicht genau nachgewiesen werden, sie wird undeutlich und verschwindet um so mehr, je länger der isolierte Zustand der Zellen andauert.

In anderen, günstigen Fällen dagegen konnte der Nachweis einer Kernmembran sicher erbracht werden. Ausgewanderte Ekto- und Entodermzellen (die Unterscheidung ist übrigens im isolierten Zustande fast nicht durchzuführen) lassen sehr häufig noch die dazugehörigen Muskelfasern erkennen, die ihnen als längliche, nach Hämatoxylin-Färbung schwarze Gebilde ansitzen (Fig. 13).

In einigen günstigen Präparaten wurde direkt der Übertritt von Ektodermzellen mit Muskelfasern durch die Mesogloea ins Innere beobachtet.

Phagocytose von Nesselkapseln durch isolierte Entodermzellen konnte nur wenige Male nachgewiesen werden, diese Fähigkeit scheint sich bei *Synocoryne* auf wenige Ausnahmen zu beschränken. Veränderungen an isolierten Nesselkapseln, die etwa eine Rückbildung bedeuten würden, sind nicht sicher zu beobachten, im allgemeinen bleiben sie erhalten. Daß man oft noch von einer Nesselzelle sprechen darf, rechtfertigt die Beobachtung von dazugehörigem Kern und Plasma, auch im isolierten Zustand.

Abschließend kann gesagt werden, daß der ganze Auswanderungsprozeß ungefähr parallel mit der Tentakelreduktion verläuft. Wenn die Tentakel noch als kleine Höcker dem Polypen aufsitzen, so hat das Ektoderm die beschriebenen Veränderungen erfahren, zugleich

Fig. 13. Isolierte Ektodermmuskelzellen mit Muskelfasern. Fix. Bouin-Duboscq.

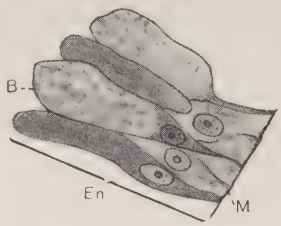

Fig. 14. Entoderm der Proboscis eines normalen Tieres. Fix. Flemming.

ist auch das Entoderm so weit, daß es nur noch als eine dünne Zellage die Mesogloea nach innen zu bedeckt.

Das Entoderm der vorderen Körperregion zeigt wie schon bemerkt, auf diesem Reduktionsstadium noch durchaus normale histologische Bilder (Fig. 7, 8). Am Polypenkörper ist es neben dem Ektoderm der untersten Region die Schicht, die der Reduktion am längsten wiedersteht. Es sind vor allem eine besondere Art von Drüsenzellen, von Citron (1902) als Becherzellen bezeichnet, die neben Entodermmuskelzellen diese Region kennzeichnen (Fig. 14). Allerdings können bereits auf diesem Stadium gewisse Veränderungen an den Becherzellen eintreten, indem sich vom distalen Ende Zellteile abschnüren und in den Gastralraum gelangen. Diese Vorgänge wurden speziell bei *Coryne* genauer untersucht, da diese Art eine viel langsamere Reduktion erfährt, wobei gerade diese Verhältnisse viel besser beobachtet werden können (Fig. 21).

Wichtig für diese Region ist, daß im großen und ganzen die normalen Zustände erhalten bleiben. Die letzte Region, das Entoderm des Stiels läßt wieder andere Verhältnisse erkennen. Die Zellen wandern nicht aus, sondern bleiben während und nach der Reduktion des Hydranthen erhalten.

Was sich ändert sind lediglich die Zellinhalte, indem die Zellen, und das gilt für das Stielentoderm in seiner ganzen Ausdehnung, die freien Plasmakugeln, die Gastralhöhe und den Stiel anfüllen, in sich aufnehmen (Fig. 11). Es wurde nie beobachtet, daß Zellen, die mehr oder weniger als Ganzes ausgewandert sind, auch wieder als Ganzes aufgenommen werden. Das Innere der Entodermzellen ist immer nur mit Plasmateilen von viel kleineren Dimensionen angefüllt (Fig. 11): das läßt darauf schließen, daß bei der Phagocytose große Plasmakugeln in eine Anzahl von kleinere zerlegt werden. Es ist vorläufig nicht möglich, bestimmte Zellelemente, z. B. Kerne bei der Phagocytose genau zu verfolgen. Die Kerne sind auf diesen Stadien schon stark verändert und werden es bei der Aufnahme in das Entoderm noch mehr, so daß nur unter größten Vorbehalten etwas darüber ausgesagt werden kann.

d) Mesogloea.

Während die Mesogloea beim normalen Tier eine ganz dünne Lamelle darstellt, verbreitert sie sich bei der Reduktion sehr beträchtlich, aber nicht in allen Regionen gleich stark. Es ist vor allem die Mittelpartie, soweit das Ektoderm die oben beschriebenen Veränderungen erfährt, in der sich die Mesogloea stark verdickt, während in den Regionen, in denen das Ektoderm annähernd normale Verhältnisse zeigt, auch die Mesogloea keine Verdickung aufweist (Fig. 7). Die Veränderungen stimmen genau mit dem Ektoderm überein, mit dem Entoderm lassen sich in dieser Hinsicht keine Zusammenhänge nachweisen. Was die Unterbrechungen in der Mesogloea betrifft, so wurde bereits weiter oben das Wesentliche erwähnt.

2. Kolbenstadium.

Es hat eine gewisse Berechtigung beim Reduktionsprozeß von *Synocoryne* (und auch bei anderen Formen) von Stadien zu sprechen. Wir haben es im allgemeinen nicht mit einem allmählichen, regelmäßig fortschreitenden Abbauprozeß zu tun, sondern der ganze Vorgang erfolgt sprungweise, in Reduktionsstößen, zwischen denen Ruhepausen von verschieden langer Dauer eingeschaltet werden. Viel-

leicht der ausgeprägteste Reduktionsstoß liegt zwischen den oben beschriebenen ersten Reduktionsstadien und dem Kolben, während man von dem zum Köpfchenstadium eher eine kontinuierliche Reduktion, ein allmähliches Kleinerwerden beobachten kann.

Der Schritt vom normalen Tier zu dem ersten Reduktionsstadium geht innerhalb weniger Stunden vor sich, dann kommt eine Zeitspanne relativer Ruhe, während welcher nur geringfügige Änderungen eintreten und nach dieser Ruhepause von ca. $^1/_2$ Tag erfolgt der nächste Sprung zum Kolben.

Die Zeiten für Beginn und Dauer der einzelnen Reduktionsphasen schwanken stark; man muß mit beträchtlichen individuellen Unterschieden rechnen, so daß auch eine Durchschnittszeit immer nur in geringem Maße stimmt.

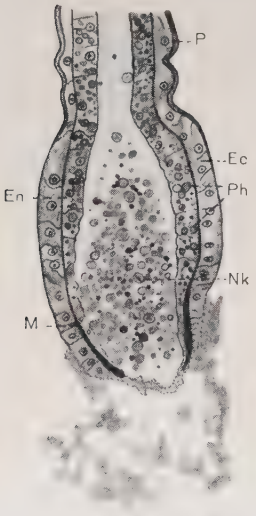

Fig. 15. Kolbenstadium von *Syncoryne*. Fix. Bouin-Duboscq.

Der Umstand, daß unter den untersuchten Präparaten z. B. keines getroffen wurde, das die Reduktion des Mundkegelentoderms zeigen konnte, spricht sehr für das Auftreten von Reduktionssprüngen. Entweder war die Mundregion fast noch normal vorhanden, oder sie zeigte sich bereits ganz reduziert, Zwischenstadien wurden nicht beobachtet.

Der Kolben, der an Stelle des Polypen getreten ist, besteht im wesentlichen aus der unteren Hälfte des Tieres, eventuell noch einschließlich der untersten Tentakel und die Seitenwände vereinigen sich zu einem neuen Vorderende, das allerdings keine besonderen Differenzierungen zeigt (Fig. 15).

Bei dem Abbauprozeß, der den bereits reduzierten Polypen in den Kolben überführt, wird die vordere Hälfte des Tieres teils resorbiert, zu einem großen Teil aber dem Verfall preisgegeben. Letzteres trifft speziell für das Ektoderm zu, wo während der ersten Reduktion nur ein geringer Prozentsatz der Zellen in den Gastralraum einwandern konnte, und wo es bei der raschen, weiteren Rückbildung nicht möglich ist, daß das ganze Ektoderm ins Innere aufgenommen wird. Für das Entoderm liegen die Verhältnisse anders.

Das Tier ist speziell auf diesem Reduktionstadium fast immer in ein Wölkchen von abgestorbenem Zellmaterial eingehüllt, das

zum größten Teil aus dem Ektoderm stammt, zum geringen Teil aus dem Innern ausgestoßen wurde.

Was die Histologie des Kolbens betrifft, so herrschen sehr einfache Verhältnisse vor. Es sind lediglich zwei Zellarten, Ekto- und Entodermzellen, die sich im weitern nur geringfügig unterscheiden.

a) Ektoderm.

Das Ektoderm des Kolbens erscheint fast immer als ein flaches Epithel. Diese Ausbildung ist dadurch bedingt, daß der Kolben nur aus einem relativ kurzen Stück, dem unteren Teil des Polypen gebildet wird und zudem durch das prall gefüllte Innere eine starke Dehnung erfahren hat. Es ist also nicht der Reduktionsvorgang, der diese Bildung bewirkt, sondern lediglich die Größenzunahme ohne entsprechende Zellvermehrung.

Es ist vorwiegend das Ektoderm der Basalregion, (soweit es in Fig. 9 zelluläre Struktur zeigt) das die Körperdecke des Kolbens liefert. In vielen Fällen besonders auf frühen Stadien, reicht der Kolben auch noch in die Tentakelzone und damit in das stark veränderte Ektoderm hinein; diese Zone wird aber immer sehr rasch zurückgebildet. Am vorderen Ende, in der Zone, die jeweils gerade resorbiert wird, ändern sich die histologischen Bilder. Der Inhalt jeder Zelle wird in einzelne, gegeneinander abgegrenzte Plasmakugeln aufgeteilt, wobei eine derselben den Kern mitbekommt. Das betrifft aber nur das Ektoderm des jeweiligen Vorderendes, basalwärts bleibt sein normales Aussehen erhalten.

Die genaue, cytologische Untersuchung wird durch die starke Streckung der Zellen sehr erschwert. So konnte für *Syncoryne* nicht mit Sicherheit festgestellt werden, ob die Zellen noch Muskelfasern besitzen oder nicht.

Das Stielektoderm weist noch durchaus normale histologische Bilder auf, auch was interstitielle Zellen und wandernde Nesselkapseln betrifft.

b) Entoderm.

Die Entodermzellen des Kolbens haben mit den Ektodermzellen desselben Stadiums große Ähnlichkeit, sie sind ebenfalls flach, der Mesogloea anliegend, weisen dagegen einen größeren Plasmareichtum auf, als die letzteren. Der Hauptunterschied allerdings ist durch ihre Lage bedingt. Genau wie das Stielentoderm der

früheren Stadien wirken auch die Entodermzellen als Phagocyten für die vielen isolierten Zellen und Zellbestandteile, während sie auf dem ersten Reduktionstadium diese Fähigkeit noch nicht erkennen ließen (Fig. 15.)

Durch diesen Vorgang verlieren die Zellen ihre flache Form, werden oft quadratisch und gleichen deshalb stark den entsprechenden Entodermzellen des Stiels, die sich selber gegenüber den ersten Reduktionstadien nicht verändert haben.

c) Mesogloea.

Eine offene Mundspalte tritt am Vorderende des Kolbens nicht mehr auf. Eine gelegentliche Öffnung entsteht lediglich dadurch, daß am Vorderende, oft auch etwas auf der Seite, die Mesogloea unterbrochen ist. Diese Öffnung ist in den meisten Fällen sowohl durch Ekto- wie auch durch Entodermzellen pfropfartig verschlossen; es ist aber möglich, daß durch sie Zellmaterial aus dem Gastralraum nach außen gelangen kann.

Im jeweiligen vorderen Ende, in der Zone, die gerade resorbiert wird, erscheint die Mesogloea meist stark verdickt, während sie im größeren Teil des Tiers nur als eine dünne Lamelle ausgebildet ist (Fig. 15).

Auf späten Stadien kann es allerdings vorkommen, daß fast der ganze Kolben eine verdickte Stützlamelle zeigt. Das ist aber immer ein Zeichen für starke Reduktionstätigkeit, wo nicht nur das vorderste Ende, sondern weitere Zonen des Polypen resorbiert werden und der ganze Kolben sehr rasch in das Köpfchenstadium übergeführt wird.

Die verdickte Mesogloea läßt meist eine große Zahl von Unterbrechungen erkennen, die eine lebhafte Zellwanderung sowohl vom Ekto- ins Entoderm, als auch umgekehrt gestatten.

Abschließend kann über das Kolbenstadium gesagt werden, daß wir es mit einem einheitlichen und histologisch einfachen Gebilde zu tun haben. Die Unterschiede der Zellen in den verschiedenen Zonen, sind, verglichen mit dem normalen Tier, gering. Es ist höchstens noch der größere Plasmareichtum und die flachere Form, durch die sich Ekto- wie Entodermzellen des Kolbens von denen des Stiels unterscheiden: stark abweichende Zellarten, wie Drüsenzellen fehlen ganz, Nesselzellen sind zur größten Seltenheit noch im Gewebe anzutreffen.

3. Köpfchenstadium.

Durch gleichzeitige Resorption der Ekto- und Entodermschichten am jeweiligen vorderen Ende des Kolbens wird derselbe kleiner und kleiner und gestaltet sich langsam zum sogenannten Köpfchen um. Stellt das Kolbenstadium schon ein histologisch sehr einfaches Gebilde dar, so ist es das Köpfchen noch mehr. Es sind dieselben Zellarten, die auch hier Ekto- und Entoderm bilden, Unterschiede zwischen Kolben und Köpfchen bestehen lediglich in der Größe, nicht aber im Bau der Gewebe.

Der weitere Fortgang der Reduktion ist einfach. Nach kurzem Bestehen wird das Köpfchen ebenfalls resorbiert, Ekto- wie Entodermzellen lösen sich aus dem Zellverbande und werden ins Innere des Stiels aufgenommen. Die vordersten Ekto- und Entodermzellen des Stiels legen sich zusammen und bilden den vorderen Abschluß.

In Fig. 25 sind die Vorgänge während der Rückbildung bei den verschiedenen Arten als Schemata dargestellt. Allerdings wurde als Beispiel einer athekaten Form *Coryne* und nicht *Syncoryne* gewählt Der Grund dafür liegt in der abweichenden Reduktion des Ektoderms bei *Syncoryne*. Während bei allen untersuchten Arten die Beeinflussung dieser Zellage durch die Giftlösung minimal ist, treten bei *Syncoryne*, wenigstens innerhalb der Tentakelzone, die beschriebenen Veränderungen auf. Im Verhalten der übrigen Regionen dagegen stimmen *Coryne* (Sommertiere) und *Syncoryne* weitgehend überein, so daß das Schema mit gewissen Änderungen auch für letztere Art Gültigkeit hat.

4. Abweichender Reduktionsvorgang.

Neben der oben beschriebenen, regelmäßigen, von Stufe zu Stufe leicht kontrollierbaren Rückdifferenzierung besteht, wie schon erwähnt noch eine unregelmäßige, sehr rasch verlaufende, die andere histologische Bilder liefert. Allerdings hat gerade die histologische Überprüfung gezeigt, daß nur selten diese Reduktionsweise im Extrem erreicht wird, und daß die meisten, morphologisch scheinbar sehr raschen Reduktionen als Zwischenstufen zwischen regelmäßiger und unregelmäßiger zu betrachten sind.

Im extremen Fall ist es nicht möglich, histologische Bilder von der Reduktion der vorderen Körperhälfte zu bekommen. Die Rückbildung geht so rasch, daß der vordere Teil des Polypen einfach auseinanderfällt, zum Teil nach außen, ein gewisser Prozentsatz der

Zellen auch ins Innere aufgenommen und von den Stielentodermzellen phagocytiert wird. Ein Stillstand der Reduktion tritt erst ein, wenn das Tier das Köpfchenstadium erreicht hat.

a) Ektoderm.

Für eine histologische Beurteilung kommt lediglich die Basalregion in Betracht. Wenn schon bei der normalen Dedifferenzierung diese Region relativ unbeeinflußt blieb, so ist das natürlich bei dieser raschen noch mehr der Fall. Es sind keine besonderen Veränderungen festzustellen und die weitere Reduktion erfolgt in bekannter Art und Weise.

b) Entoderm.

Das Entoderm, das bei der regelmäßigen Dedifferenzierung gerade in der Basalregion starke Veränderungen erfährt, ist erhalten geblieben; es sind dieselben hohen Zellen, die genau wie das Stielentoderm, aber zeitlich viel später als Phagocyten für die in der Gastralhöhle frei schwimmenden Zellbestandteile wirken. Mit der Zeit verschwinden die Verschiedenheiten zwischen den Zellen des Stielentoderms und den anfänglich viel höheren der Basalregion; die beiden Schichten gehen kontinuierlich ineinander über, genau wie auf dem entsprechenden Stadium der normalen Rückdifferenzierung, nur mit dem Unterschiede, daß in diesem Fall der Weg über das flache Plattenepithel nicht eingeschlagen wurde.

Das ist es auch, was die Beurteilung gelegentlich schwierig macht. Es ist oft schwer, zu entscheiden, ob dieser Angleich der Basalregion an das Stielentoderm mit dem Umweg über das Plattenepithel des Kolbens oder direkt erfolgt ist, und nur der Umstand, wie sich der Abschluß des Polypen nach vorne gestaltet, ob er in eine Wolke von abgestorbenem Zellmaterial ausmündet, oder ob ein klares vorderes Ende vorhanden ist, läßt auf die Reduktionsart schließen. Die folgende Reduktion des Köpfchens scheint der normalen Rückbildungsweise zu gleichen.

Wie schon erwähnt bildet der extreme Fall von sehr rascher Rückbildung eine Ausnahme. In der Regel sind es Zwischenstufen zwischen beiden Reduktionsmöglichkeiten, die beobachtet werden. Dabei spielt natürlich die Zeit, während der die Reduktion erfolgt, eine große Rolle. Geht sie innerhalb sehr kurzer Zeit vor sich, so wird sich eine größere oder kleinere Annäherung an die unregelmäßige Reduktionsart herausbilden; wenn sie, im Gegensatz, auf einen längeren Zeitraum verteilt ist, so wird sie mehr dem Normal-

fall gleichen. Es ist dabei vor allem das Entoderm, das die Verschiedenheiten mitmacht, während das Ektoderm mit seinen geringen Veränderungen in beiden Fällen relativ unberührt bleibt.

Coryne [1]).

Coryne bietet ein Beispiel dafür, wie man aus dem Übereinstimmen der äußeren, morphologischen Reduktionsverhältnisse mit einer anderen Art, in diesem Fall mit *Syncoryne*, nicht auch eine Übereinstimmung in ihrer Histologie erwarten darf.

Als Arbeit, die sich mit der Histologie von *Coryne* befaßt, ist die von Jickeli (1883) zu nennen.

Äußerer Ablauf der Dedifferenzierung.

Die morphologische Untersuchung des Reduktionsvorgangs läßt, wie eben bemerkt, keine Änderungen gegenüber *Syncoryne* erkennen, Unterschiede bestehen höchstens in der Zeit, während der er erfolgt.

Bei den Sommertieren von *Coryne* verteilt sich der ganze Prozeß auf einen ca 1 Tag längeren Zeitraum als bei *Syncoryne*, bei Wintertieren verlangsamt er sich noch etwas mehr. Für die histologische Überprüfung ist diese Tatsache von großer Bedeutung, denn gerade die Wintertiere mit der längsten Reduktionszeit, zeigen in dieser Hinsicht die klarsten Ergebnisse. Die Sommertiere (das Material wurde wie die Wintertiere in Banyuls s. m. gesammelt) lassen gegenüber diesen Ergebnissen Abweichungen beobachten, speziell was die späten Stadien betrifft; dabei ist eine gewisse Ähnlichkeit mit den entsprechenden Stadien von *Syncoryne* nicht zu verkennen.

Histologie der Dedifferenzierung.

Wenn in der morphologischen Untersuchung der Reduktion eine große Übereinstimmung mit *Syncoryne* beobachtet wird, so ist es das Studium der histologischen Veränderungen, das die Verschiedenheiten in den beiden Prozessen deutlich macht.

1. Frühe Reduktionsstadien.

a) Tentakel.

Die Reduktion der Tentakel erfolgt in derselben Art und Weise, wie sie schon bei *Syncoryne* beschrieben wurde (Fig. 16, 17). Es

1) Eine Angabe der Art kann, wie schon bei *Syncoryne* bemerkt, nicht gemacht werden.

Fig. 16. Tentakel in Rückbildung. Fix. LINDSEY-JOHNSON.

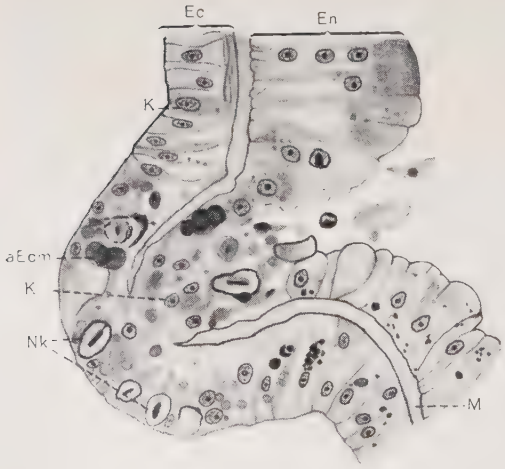

Fig. 17. Tentakel mit stärkerer Rückbildung. Fix. LINDSEY-JOHNSON.

sind die Teile des Polypenkörpers, die von der Giftlösung zuerst beeinflußt werden. Der Umstand, daß die Gesamtreduktion etwas langsamer erfolgt, als bei *Syncoryne*, macht sich im Speziellen bei der Tentakelrückbildung bemerkbar. Der ganze Prozeß verläuft einmal viel klarer und bestimmter. Das Tentakelektoderm fällt nicht wie bei *Syncoryne*, scheinbar wahllos, z. T. nach außen und wandert z. T. in den Gastral-

raum ein, sondern es wird fast in seiner Gesamtheit ins Innere aufgenommen. Letzteres stimmt vor allem für Wintertiere, während sich bei Sommertieren bereits wieder eine Annährung an den Reduktionsvorgang von *Syncoryne* bemerkbar macht.

Zum andern wirkt sich die längere Reduktionszeit auch in der gänzlichen Resorption der Tentakel aus. Bei *Coryne* sind in den meisten Fällen die Tentakel rückgebildet, wenn die Resorption der Körperregion erfolgt, an der sie gerade stehen; eine Ausnahme davon machen gelegentlich die vordersten Tentakel.

b) Ektoderm.

Das Ektoderm bleibt während der Dauer der ersten Reduktionsstadien als zelluläres, einschichtiges Gewebe erhalten (Fig. 18, 19). Unterschiede zwischen Sommer- und Wintertieren machen sich in

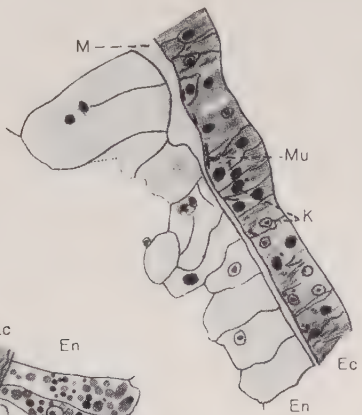

Fig. 18.
Ekto-Entoderm der Mittelregion. Frühes Reduktionsstadium. Fix. Sublimat-Eisessig.

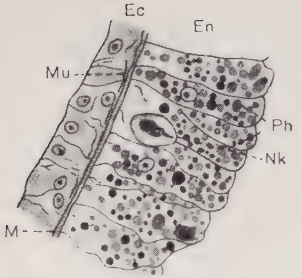

Fig. 19. Ekto-Entoderm der Basalregion auf dem Kolbenstadium. Fix. Sublimat-Eisessig.

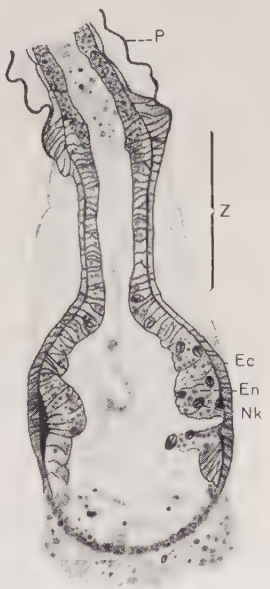

Fig. 20.
Kolbenstadium von *Coryne*. Fix. Sublimat-Eisessig.

dieser Beziehung nicht bemerkbar. Die Breite der Zellschicht unterscheidet sich nicht von der des normalen Tieres. Änderungen im Inhalt der Zellen, z. B. im Protoplasmagehalt sind an Hand der benützten Fixierungen und Färbungen nicht nachweisbar.

Erst auf späten Stadien, wenn die Resorption am Vorderende beginnt, löst sich die Zellstruktur auf. Diese Veränderungen sind aber in jedem Stadium nur gerade auf das jeweilige vordere Ende beschränkt (Fig. 20), während das übrige Ektoderm normale Verhältnisse aufweist.

c) Entoderm.

Bei der Untersuchung des Entoderms müssen Sommer- und Wintertiere, was die Basal- und Mittelregion betrifft, getrennt betrachtet werden, während für die anderen Regionen eine solche Trennung nicht notwendig ist.

I. Basal- und Mittelregion.

α) Wintertiere.

Das Entoderm der erwähnten Regionen läßt im Verlauf der Reduktion nur geringfügige Änderungen erkennen; die Gewebeschicht bleibt annähernd erhalten, es findet nur ein geringes Auswandern von Zellen statt. Wenn sich auch einzelne Zellen aus dem Verbande lösen, so sind es doch nur ganz vereinzelte. Dagegen werden die sog. Körnerzellen (Eiweißdrüsenzellen) stark beeinflußt. Sie treten aber bei *Coryne* nur in geringer Zahl auf, gelegentlich konnte ich bei Normaltieren ein nahezu vollständiges Fehlen feststellen. Der Gesamtcharakter des Epithels ändert sich deshalb, auch nach ihrem Auswandern nur wenig (Fig. 20).

β) Sommertiere.

Unter den Sommertieren wurden solche beobachtet, deren Verhalten während der Reduktion dem der Wintertiere gleicht. Daneben aber erhielt ich Präparate, die auf eine etwas stärkere Beeinflussung durch die Giftlösung schließen lassen, speziell was die Basal- und Mittelregion betrifft. Das Auswandern von Zellen konnte allerdings nicht direkt nachgewiesen werden, der Gesamtcharakter aber des Epithels, das sich, verglichen mit dem des Normaltieres als eine halbhohe Gewebeschicht erweist, macht eine stärkere Reduktionswirkung wahrscheinlich. Die Extreme, wie sie in dieser Beziehung bei *Syncoryne* beschrieben wurden, werden nie erreicht. Gelegentlich kann das Entoderm ziemlich flach erscheinen. Die Erklärung dafür liegt dann aber in der übermäßigen Dehnung. Das Ektoderm erweist sich in solchen Fällen als ebenso abgeflacht, nicht wie bei *Syncoryne*, wo bei einem ganz flachen Entoderm das Ektoderm normale Form erkennen läßt.

Zusammenfassend sei erwähnt, daß bei den Wintertieren eine minimale Beeinflussung des Entoderms zu konstatieren ist. Die Hauptreduktionsvorgänge folgen sich von vorne nach hinten. Bei den Sommertieren läßt sich eine Annäherung an das Verhalten von *Syncoryne* beobachten, indem das Entoderm eine stärkere und zeitlich sehr frühe Einwirkung erfährt.

II. Mundregion.

Gegen Ende der ersten Reduktionsstadien lassen sich deutliche Veränderungen in der Mundregion erkennen, wobei sich Winter- und Sommertiere nicht unterscheiden.

Die Region ist wie bei *Syncoryne* vor allem durch die Becherzellen charakterisiert (Fig. 14). Daneben treten schmale, prismatische, in allen Fixierungen und Färbungen dunkel erscheinende Zellen auf, wie die erstgenannten mit basalstehendem Kern. Citron (1902) vermutet in dieser zweiten Zellart die Bildungselemente für die Becherzellen. Als dritten, sehr häufigen Zelltyp nennt Citron die Entodermmuskelzellen, von ihm als Nährzellen bezeichnet. In meinen Präparaten kann ich mit Hilfe der verschiedensten Fixierungen und Färbungen ein nahezu vollständiges Fehlen dieses Zelltypus feststellen, sowohl bei *Coryne*, als auch bei *Syncoryne*. Selten wurden Zellen beobachtet, die keine Vakuolen, sondern ziemlich einheitliches Plasma besaßen, und die evtl. als „Nährzellen" gelten können.

Die ganze Proboscisregion wird deshalb fast ausschließlich von Becherzellen und ihren angeblichen Bildungszellen eingenommen. Vereinzelte Becherzellen sind außerdem in der Basalregion des Polypen anzutreffen.

Obwohl nun die typischen Entodermmuskelzellen nahezu fehlen, ist doch der Mesogloea entlang ein dichter Saum von Muskelfibrillen feststellbar. Deshalb liegt der Schluß nahe, daß die Becherzellen an ihren proximalen Enden Muskelfibrillen tragen, daß aus demselben Grund die Becherzellen Entodermmuskelzellen sind, die sich in spezifische Drüsenzellen umgewandelt haben.

Die Becherzellen und auf späteren Stadien auch ihre Bildungszellen schnüren während der Reduktion an ihren distalen Enden Zellpartien ohne Kern ab, während die kernhaltigen Reste noch längere Zeit erhalten bleiben und sich bei der Resorption der betreffenden Region aus dem Verbande lösen (Fig. 21).

Die abgeschnürten Zellbestandteile gelangen in den Gastralraum und werden sehr rasch von den phagocytierenden Entoderm-

schichten im Stiel und in dem am Hinterende entstandenen Auswuchs aufgenommen. Die freischwimmenden Zellelemente nehmen bei *Coryne* lange nicht den Raum ein, wie bei *Syncoryne*, die Gastralhöhe ist meist relativ leer, wenigstens was die Wintertiere betrifft. Der Grund dafür liegt einmal in der geringeren Resorptionstätigkeit auf diesem Stadium, es sind in erster Linie nur Tentakel und Mundkegel, die reduziert werden, während die übrigen Zellschichten annähernd erhalten bleiben. Zum andern werden die freien Zellbestandteile sehr rasch phagocytiert.

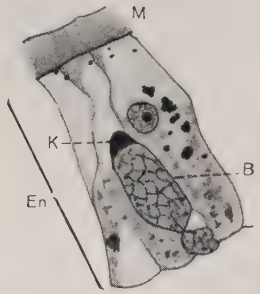

Fig. 21. Becherzelle aus dem Entoderm der Proboscis in Reduktion. Fix. Lindsey-Johnson.

III. Stiel.

Das Entoderm des Stiels macht nur insofern Reduktions-Veränderungen durch, als es zusammen mit dem in den neuentstandenen Auswüchsen am Hinterende (meist einer Blase) starke phagocytäre Tätigkeit aufweist. Dabei wirkt nicht das ganze Stielentoderm phagocytierend, sondern nur das des Stielstück, das von einer Hydrotheka umgeben ist. Der Stielteil, der zwischen letzterem und Polypen eingeschaltet ist, besitzt keine Hydrotheka, bleibt von der Giftlösung unbeeinflußt und läßt keine Phagocytose erkennen (Fig. 20). Mit gewissen Ausnahmen gelten diese Feststellungen auch noch für spätere Stadien.

Die Entodermzellen des Stiels sind schon beim normalen Tier reich an kugeligen Inhaltskörpern, die speziell bei Flemmingfixation und nachfolgender Haematoxylinfärbung als schwarze Kugeln erscheinen. Der Gehalt an solchen kugeligen Zellbestandteilen nimmt im Lauf der Reduktion beträchtlich zu. Auch im Entoderm der Endblase treten diese kugeligen Gebilde in großer Zahl auf (Fig. 22 b). Daneben werden sowohl vom Stiel, wie von der Endblase, Plasmakugeln und Nesselkapseln phagocytiert. Erstere unterscheiden sich im histologischen Bilde deutlich von den eben beschriebenen, kugeligen Inhaltskörpern, sie sind viel schwächer angefärbt. Die Nesselkapseln werden vorwiegend vom Entoderm der Endblase aufgenommen, bedeutend weniger von dem des Stiels.

In Fig. 22 a sind Ekto- und Entoderm einer Endblase dargestellt, wobei letztere Zellschicht noch keine Phagocytose aufweist, die Blase also kurz vor der Fixation gebildet worden ist. Fig. 22 b

zeigt die beiden Zellagen einer ähnlichen Bildung mit bereits stärkerer Phagocytose.

Zeitlich beginnt die Phagocytose sehr früh, wenn am Polypen kaum die ersten Anzeichen einer Reduktion wahrnehmbar sind. Zuerst beobachtet man vor allem ein Zunehmen der dunklen kugeligen Gebilde, während Plasmabestandteile und Nesselkapseln, entsprechend dem Grad der Reduktion, noch stark zurückstehen. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich bei diesen schwarzen Kugeln um glykogen- oder fettartige Substanzen handelt, die beim Normaltier im Entoderm des Polypen verteilt sind, bei der ersten Beeinflussung in Lösung gehen und in Stiel und Endblase erneut gespeichert werden. Fixierungen und Färbungen, die speziell über die Natur dieser Gebilde Aufschluß geben würden, fehlen vorläufig noch.

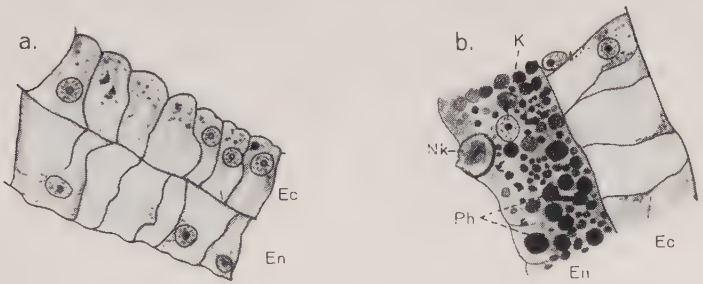

Fig. 22. Ekto-Entoderm der Endblase auf einem frühen Reduktionsstadium. a noch ohne Phagocytose. b mit Phagocytose. Fix. Sublimat-Eisessig.

Im Entoderm des Polypen kann unter Umständen eine geringe Phagocytose festgestellt (Fig. 19). Zeitlich tritt sie allerdings erst spät, bei der Resorption des Mundkegels ein, also am Übergang von den ersten Reduktionsstadien zum Kolben. Die Phagocytose in dieser Zellschicht ist, verglichen mit der des Stiels gering. Es sind Nesselkapseln und Plasmakugeln, die aufgenommen werden, die dunklen, kugligen Bestandteile sind seltener. Sie ist ferner keine konstante Erscheinung. Bei einzelnen Tieren ist sie äußerst gering, bei andern wieder stärker (Fig. 18, 19). Eventuelle Beziehungen in dieser Hinsicht zu Sommer- oder Wintertieren sind nicht feststellbar.

d) Mesogloea.

Das Verhältnis der Mesogloea zur Reduktion ist kein klares. Es treten Verdickungen auf sowohl an Stellen, wo scheinbar keine Veränderungen erfolgen, wie auch an solchen, die in starker Reduktion begriffen sind. Der Wechsel in der Breite der Stützlamelle ist

deshalb in keine eindeutige Beziehung zur Reduktion zu bringen. Ferner treten Unterbrechungen in der Mesogloea während der Reduktion bedeutend seltener auf als bei *Syncoryne*.

2. Kolbenstadium.

Durch die Resorption des Mundkegels und der Tentakel nimmt der Polypenkörper allmählich eine Form an, die, wie schon oben, am besten als Kolben bezeichnet wird. Dabei scheint der Übergang weniger sprunghaft stattzufinden als bei *Syncoryne*. Die Vorgänge, die am Kolben während der weiteren Reduktion festzustellen sind, beschränken sich fast ausschließlich auf Resorption der jeweilig vordersten Körperschichten, Veränderungen an den Zellschichten der übrigen Regionen sind nur in geringem Maße zu beobachten.

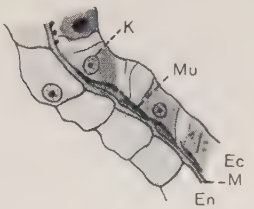

Fig. 23. Ekto-Entoderm der Basalregion auf dem Köpfchenstadium von *Coryne*. Fix. Sublimat-Eisessig.

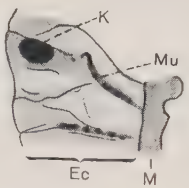

Fig. 24. Ektodermzellen mit Muskelfibrillen. Fix. Sublimat-Eisessig.

a) Ektoderm.

Das Ektoderm bleibt in seiner ganzen Ausdehnung, mit Ausnahme des jeweiligen vorderen Endes intakt (Fig. 20). Muskelfibrillen sind nachweisbar, soweit das Ektoderm noch gut erhalten ist (Fig. 23). Ganglienzellen wurden nur selten beobachtet. Auf späten Reduktionsstadien, insbesondere an Wintertieren, lassen einzelne Muskelfibrillen Veränderungen erkennen, die speziell bei Hämatoxylinfärbung gut hervortreten. Sie haben nicht mehr das Aussehen einer einheitlichen, schwarzen Faser, sondern die Muskelfibrille ist in schwarze, hintereinander liegende Punkte aufgelöst, die durch schwächer angefärbte Stellen untereinander verbunden sind (Fig. 24). Die Ausdehnung der Muskelfibrille ist auch bei dieser Ausbildung noch deutlich nachzuweisen. Irgendwelche Schlüsse aus diesen Beobachtungen zu ziehen, erlaube ich mir nicht, da ich vorläufig für diese Frage nur relativ wenig günstiges Material zur Verfügung habe.

b) Entoderm.

a) Polypenkörper. Das Entoderm stimmt insofern mit dem Ektoderm überein, als es gleichfalls einen sehr einheitlichen Charakter aufweist. Körnerzellen fehlen, die Zellage wird lediglich von Entodermmuskelzellen, gebildet, wobei die Muskelfibrillen noch zu erkennen sind. Die Zellschicht behält im großen und ganzen die Struktur, die sie während des ersten Reduktionsstadiums erhalten hat. Veränderungen, z. B. beträchtliche Zellauswanderung konnte nicht festgestellt werden. Die Phagocytose im Entoderm des Polypenkörpers hat, wenn sie überhaupt ausgebildet ist, meist am Anfang des Kolbenstadiums ihr Maximum erreicht (Fig. 19). Je mehr sich der Kolben durch fortwährende Resorption des jeweiligen Vorderendes dem Köpfchenstadium nähert, desto mehr läßt die phagocytäre Tätigkeit nach, desto mehr nimmt auch die Masse des phagocytierten Materials ab. Entodermzellen von späten Kolben- oder Köpfchenstadien besitzen meist nur wenige bis gar keine Inhaltskörper mehr.

b) Stiel. Das Entoderm des Stiels und der Endblase ist höchstens dahin verändert, daß das phagocytierte Material an Masse noch zugenommen hat.

Bei den untersuchten Wintertieren beschränkt sich die Phagocytose lediglich auf das Entoderm des Stiels und der Endblase, sowie unter Umständen auf das des Polypen. Die Ausnahmestellung des Stielstücks, das zwischen Polypen und eigentlichen Stamm eingeschaltet ist, bleibt bestehen (Fig. 20). Letzterer charakterisiert sich, wie schon bemerkt, dadurch, daß er von einer Hydrotheka umkleidet ist.

Bei Sommertieren bin ich bei der Überprüfung auf Präparate gestoßen, die diesen Verhältnissen durchaus gleichen. Die Großzahl der Sommertiere zeigt dagegen ein anderes Verhalten. Die Phagocytose im Entoderm des Polypen ist im allgemeinen stärker als bei Wintermaterial. Die Ausnahmestellung des Zwischenstücks ist verloren gegangen, es wirkt, genau wie das übrige Entoderm, als phagocytierende Zellschicht. Für Stiel und Endblase bestehen keine Unterschiede.

Durch dieses veränderte Verhalten gleicht sich dieses Reduktionsstadium stark dem entsprechenden von *Syncoryne* an.

3. Köpfchenstadium.

Das Wesentliche über das betreffende Stadium wurde bereits im Vorhergehenden erwähnt.

Das Ektoderm des Köpfchens verändert sein Verhalten nicht, es bleibt als zelluläres, einschichtiges Gewebe erhalten.

Das Entoderm besteht im allgemeinen aus inhaltsarmen Zellen, Kern und Spuren von Plasma bilden die einzigen Zellbestandteile, Muskelfibrillen sind selbst auf diesen Stadien noch nachzuweisen. Irgendwelche phagocytäre Tätigkeit innerhalb des Köpfchens kann nicht mehr beobachtet werden.

In Fig. 25 ist der Reduktionsablauf für *Coryne* als Schema dargestellt. Es wurde absichtlich das Verhalten der Sommertiere gewählt, damit das Schema mit gewissen Änderungen auch für *Syncoryne* anwendbar ist.

Eudendrium ramosum L.

Äußerer Ablauf der Dedifferenzierung.

Am Polypen von *Eudendrium* lassen sich, im Gegensatz zu *Syncoryne* und *Coryne* ein paar bestimmte, voneinander getrennte und äußerlich gut erkennbare Zonen unterscheiden. Das Vorderende wird durch einen stark ausgeprägten Mundkegel, das sog. Hypostom charakterisiert. Zwischen diesem und dem eigentlichen Polypenkörper ist einen Kranz von Tentakeln eingeschaltet. Die Basalregion des Körpers fällt durch unregelmäßige, zackige Umrisse auf; es ist die Zone des ektodermalen Drüsenrings. Letztere geht nach unten nicht direkt in den einheitlichen Stiel über. Das oberste, nur kurze Stielstück zeigt etwas breitere Form und verengert sich stark, bevor es in den eigentlichen Stiel übertritt. Ich bezeichne im folgenden diesen obersten Stielteil als Zwischenstück.

Die ersten Reduktionsvorgänge bei *Eudendrium* sind vor allem durch die ungefähr gleichzeitige Resorption von Hypostom und Tentakel gekennzeichnet. Die Tentakel ziehen sich zusammen, werden kleiner und kleiner und verschwinden schließlich ganz.

Zugleich, mit der Tentakelrückbildung beobachtet man ein langsames Zusammensinken des Mundkegels. Wenn die Ansatzstellen der Tentakeln nur noch durch einen etwas hervortretenden, zusammenhängenden Saum angedeutet sind, so hat im allgemeinen die Rückbildung des Mundkegels ebenfalls ihr Ende erreicht. Der Ab-

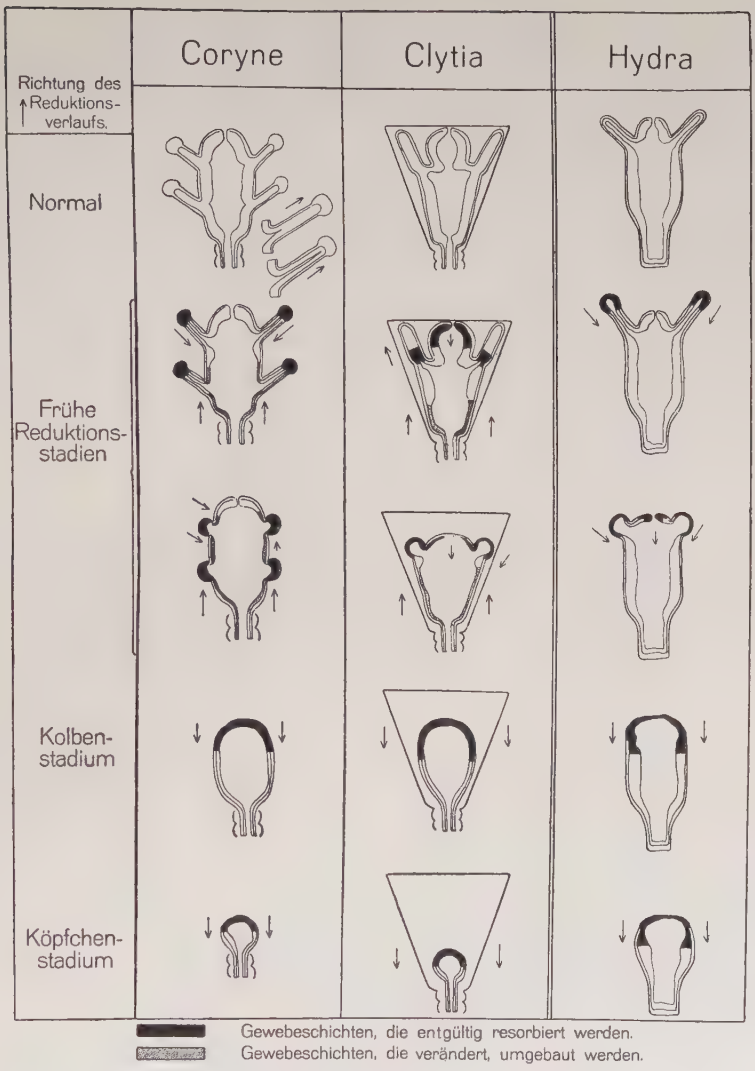

Fig. 25. Schemata der Rückbildungsvorgänge bei *Coryne*,[1]) *Clytia* und *Hydra*.

schluß dieser ersten Reduktionsvorgänge wird durch einen, basalwärts meist etwas gedehnten Polypen charakterisiert, der am Vorder-

1) Es wurde bereits im Text erwähnt, daß als Typus dieses Reduktionsablaufs mit Absicht *Coryne* und nicht *Syncoryne* gewählt worden ist. Der Grund dafür liegt in dem von allen übrigen Arten abweichenden Verhalten des Ektoderms bei *Syncoryne*.

ende mit einem ringförmigen Wulst, den Resten der Tentakel, abschließt.

An den Zonen in der Basalregion sind keine Änderungen zu beobachten, sie sind immer noch mit derselben Deutlichkeit ausgebildet.

Aus dieser Gestalt wird der Polyp durch Resorption des Tentakel-Wulstes in eine kolbenartige Form übergeführt.

Der weitere Verlauf beschränkt sich äußerlich auf das Kleinerwerden des Kolbens, wobei die hervorgehende Basalregion erhalten bleibt. Letztere tritt erst in Reduktion, wenn der ganze vordere Teil des Polypen resorbiert worden ist. Den Abschluß des ganzen Prozesses bildet ein Stadium, in dem auch der Drüsenring verschwunden ist und das Vorderende durch das frühere Zwischenstück gebildet wird.

Histologie der Dedifferenzierung.

Als benützte Arbeiten, die über die Histologie von *Eudendrium* Aufschluß geben, ist die von Jickeli (1883) zu nennen.

1. Frühe Reduktionsstadien.

a) Tentakel.

Huxley und de Beer geben 1923 als erste Einwirkung von KCN auf die Tentakel ein Abkugeln der Entodermzellen an, an der Spitze beginnend. Trotz einer großen Zahl von Präparaten habe ich keine günstigen Reduktionsstadien von Tentakeln gefunden, so daß ich diese Frage vorläufig übergehen muß. Ich habe aber bei *Syncoryne* darauf hingewiesen (das gleiche gilt auch für *Coryne*), daß Präparate vorhanden sind, wo direkt das Umgekehrte der Fall ist. Die Frage ist jedenfalls nicht so ohne weiteres im Sinne von Huxley und de Beer zu entscheiden.

Ein wesentlicher Unterschied gegenüber *Syncoryne* besteht im weiteren Verhalten der Entodermzellen. Wir haben es mit einer wirklich scheibenförmigen Anordnung derselben zu tun und die Zellen wandern, zur Hauptsache an der Basis beginnend, direkt in den Gastralraum ein. Das vorherige Auseinanderweichen und die Bildung eines Kanals unterbleibt. Die weitere Reduktion mit der Unterbrechung der Mesogloea an der Tentakelspitze und dem Einwandern der Ektodermzellen läuft in bekannter Weise ab.

b) Ektoderm.

Das Ektoderm bleibt unverändert, so lange es nicht direkt in einer Zone mit Resorption liegt (Fig. 26, 27, 29, 30). Tritt Resorption ein, so läuft sie zeitlich nicht immer mit den Vorgängen im entsprechenden Entoderm parallel. In der Proboscis liefert das Ektoderm noch normale histologische Bilder, wenn im dazugehörigen Entoderm der Zellverband bereits vollständig gelöst ist (Fig. 30). Beim Zusammensinken des Hypostoms beobachtet man in dieser Region eine beträchtliche Zunahme der Höhe in der Ektodermschicht (Fig. 26). Die Erklärung dafür scheint mir die, daß bei der Rückbildung des Hypostoms die Ektodermzellen, im Gegensatz zu denen

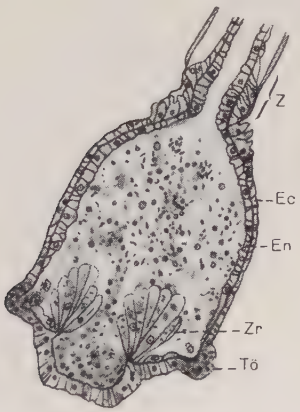

Fig. 26. Frühes Reduktionsstadium von *Eudendrium*. Fix. Sublimat-Eisessig.

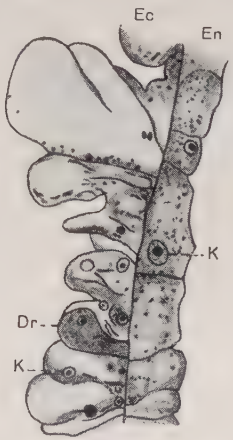

Fig. 27. Ekto-Entoderm in der Zone des ektodermalen Drüsenrings auf einem frühen Reduktionsstadium. Fix. Champy.

des Entoderms, relativ unverändert bleiben, sich mehr und mehr auf einer kleineren Fläche verteilen und deshalb an Höhe zunehmen.

Nach dem Verschwinden des Hypostoms bildet es die Körperdecke am vorderen Ende des Polypen und wird erst beim Übergang in den Kolben von der Reduktion erfaßt. Das Verhalten des übrigen Ektoderms unterscheidet sich nicht von dem der bereits behandelten Arten. Es wird zeitlich zusammen mit dem, allerdings schon vorher stark veränderten Entoderm, resorbiert.

c) Entoderm.

Gegenüber dem Ektoderm läßt sich in dieser Zellschicht kein so einheitliches Verhalten in der ersten Reduktionsperiode feststellen. Je nach der Region machen sich starke Unterschiede bemerkbar.

Das Entoderm des Hypostoms ist eine sehr früh beeinflußte Zellschicht; sie bildet wieder ein typisches und klares Beispiel dafür, wie eine Zellschicht abgebaut wird.

Die Schicht besteht zu einem großen Teil aus langgestreckten, oft direkt gestielten Zellen. Das distale Ende ist kolbenartig erweitert, läßt einen feinvakuolisierten Inhalt mit Kern erkennen (Fig. 28). Neben diesen kommen gleichmäßige, hochzellige Formen vor, oft auf halber Höhe etwas verengert (Fig. 28). Das Protoplasma ist als Wandbelag ausgebildet, das Innere von großen Vakuolen erfüllt.

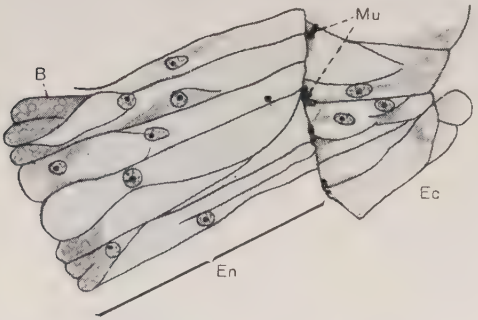

Fig. 28. Ekto-Entoderm des Proboscis eines normalen Tieres. Fix. FLEMMING.

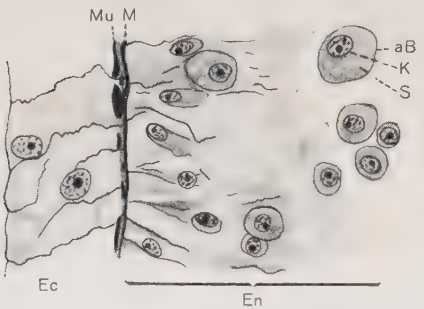

Fig. 30. Ekto-Entoderm der Proboscis, letzteres mit bereits sehr starker Rückbildung. Fix. ZENKER.

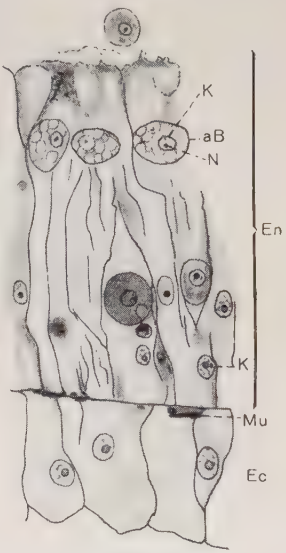

Fig. 29. Ekto-Entoderm der Proboscis, letzteres mit beginnender Reduktion. Fix. FLEMMING.

JICKELI vermutet in dieser ganzen Zellschicht nur eine Art von Drüsenzellen, die sich, entsprechend dem Alter und dem jeweiligen physiologischen Zustand, in verschiedenen Erscheinungsformen zu erkennen geben. Er kommt zu dieser Ansicht, weil er gelegentlich auch in den gleichmäßig prismatischen Zellen feinvakuolisierten Zellinhalt angetroffen hat. Wie weit diese Auffassung zutrifft, wage ich auf Grund meiner Präparate noch nicht zu entscheiden. Die Zellen haben aber oft so verschiedenes Aussehen, daß eine Annahme

von mindestens zwei Zelltypen nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist.

Bei der Reduktion dieser Zellschicht läßt sich als erste Wirkung ein Abkugeln des Zellinhaltes feststellen (Fig. 29). Dabei ist ein Aufteilen der Zelle in verschiedene Bestandteile relativ selten, meist konzentriert sich der gesamte Inhalt um den dazugehörigen Kern. In dieser ersten Reduktionsphase bleiben die Ausmaße der Zellschicht erhalten, es findet noch kein Auswandern der Elemente statt. Dieser Vorgang tritt zeitlich etwas später, bei der eigentlichen Resorption ein, wobei die isolierten Zellen in die Gastralhöhle gelangen (Fig. 30).

Nach Sublimat-Eisessigfixierung erscheint das Protoplasma einzelner Drüsenzellen mit einem feinkörnigen Inhalt durchsetzt. Gerade auch bei dieser Fixierung treten die Kerne sehr scharf hervor; sie können nach dem Auswandern, zusammen mit dem körnigen Inhalt noch lange Zeit nachgewiesen werden und verschwinden erst bei der Phagocytose durch eine andere Zellschicht (Fig. 33 b).

Die Folge dieses Auswanderungsprozesses ist das schon oben beobachtete Zusammenfallen des Hypostoms, wobei das Ektoderm die erwähnten Veränderungen erfährt und als Decke den Polypen nach oben zu abschließt.

Zwischen dem Entoderm des Hypostoms und dem des eigentlichen Polypenkörpers, an der Stelle maximalster Verengerung fällt ein Ring von langgestreckten Zellen auf, die zottenartig in den Gastralraum hineinragen (Fig. 26). Gelegentlich kann es auch vorkommen, daß das ganze Büschel durch die Verengerung in das Hypostom hinausgepreßt wird. Jickeli äußert sich über diesen Zelltyp nur wenig. In seinen Präparaten erschien diese Stelle immer schlecht fixiert, sie erwies sich als ein unentwirrbares Durcheinander von Zellen, das eine genaue Beschreibung nicht erlaubte.

In meinen Präparaten ließen die Zellen eine sehr gestreckte Form erkennen (Fig. 31). Sie sitzen der Mesogloea vor der Verengerung nach dem Hypostom zu auf. Das distale Ende ist immer breiter, nach der Basis zu verschmälern sich die Zellen stark, so daß sie oft gestielt erscheinen. Ihr Inhalt erweist sich als sehr protoplasmareich. Dazu kommen dunkle Brocken, die in großer Zahl in den Zellen verteilt sind. Ich betrachte diese Gebilde als Nahrungskörper, gelegentlich treten sie auch in Form von Nahrungsvakuolen auf. Die Kerne sind groß, entsprechend der Größe der Zellen und besitzen einen deutlichen Nukleolus.

Diese Zellart macht in ihrem Verhalten während der ersten Reduktionsperiode eine deutliche Ausnahme. Während das Entoderm des Hypostoms und das des Polypenkörpers starke Veränderungen erfährt, wird diese Zone relativ wenig beeinflußt (Fig. 26, 32). Das Protoplasma erscheint in den Reduktionspräparaten wohl bedeutend heller, die Nahrungskörper sind seltener geworden, die Zellen selber aber bleiben bestehen und werden erst beim Übergang in den Kolben zurückgebildet.

Im Gegensatz dazu wird das Entoderm des eigentlichen Polypenkörpers wieder stärker von der Reduktion erfaßt. Die

Fig. 31. Ekto-Entoderm in der Zone des Zellrings, am Übergang von Proboscis in Gastralraum eines normalen Tieres. Fix. ZENKER.

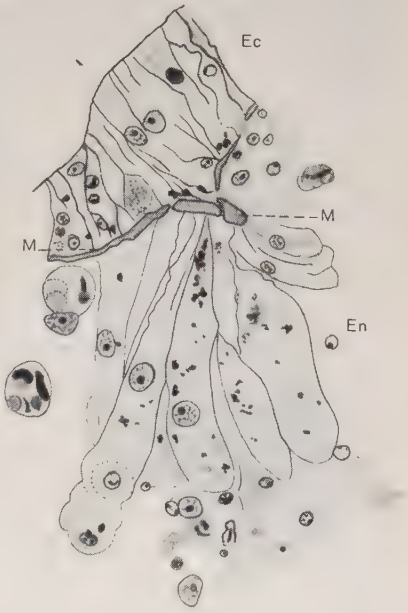

Fig. 32. Ekto-Entoderm in der Region des Zellrings. Frühes Reduktionsstadium. Fix. Sublimat-Eisessig.

Vorgänge fallen zeitlich ungefähr mit den ersten Einwirkungen bei Tentakel und Proboscis zusammen, sind oft sogar noch etwas früher anzusetzen. Sie bestehen darin, daß die ganze Zellschicht stark gelichtet und durch ein ganz flaches Epithel ersetzt wird (Fig. 26, 27). Die Veränderung ist nur durch starke Zellauswanderung zu erklären, wobei die bleibenden Zellen sich zu dem flachen Epithel umgruppieren. Der Protoplasmagehalt hat, wie es scheint durch die Konzentration, zugenommen, der vakuolisierte Zellinhalt, wie er für die normalen Zellen charakteristisch ist, kann nicht mehr beobachtet werden (Fig. 27). Es geht nicht an, diese neue Erscheinungsform des Entoderms lediglich durch Dehnung des Polypen zu erklären, denn in

letzterem Fall müßte auch das Ektoderm entsprechenden Formwechsel zeigen, was aber bei der histologischen Überprüfung nicht belegt werden kann.

Diese Veränderungen im Entoderm sind allerdings nicht durchwegs gleichartig. Die meisten Individuen lassen die oben beschriebenen Umgestaltungen erkennen, vereinzelte aber weichen davon ab, weisen eine viel geringere Einwirkung auf. Eine Entodermschicht dieser Region, die sicher keine Auswanderung einzelner Elemente erfahren hat, habe ich in meinen Präparaten nie getroffen.

Die Folge der Resorption von Hypostom und Tentakel und der Zellichtung im Entoderm des Polypenkörpers ist ein Anhäufen von isoliertem Zellmaterial im Gastralraum. Bei einer großen Zahl solcher freischwimmender Elemente ist die Herkunft noch sicher zu bestimmen. Eindeutig nachweisen lassen sich Bestandteile der Drüsenzellen. Der feinkörnige Inhalt dient als Erkennungsmerkmal (deutlich bei Sublimatfixation), der dazugehörige Kern ist noch längere Zeit zu beobachten (Fig. 33 b). Isolierte Entodermzellen und Nesselzellen sind ebenfalls vertreten (Fig. 33 a).

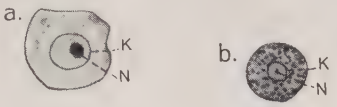

Fig. 33. a isolierte Entodermzelle. b isolierte Becherzelle aus der Proboscis. Fix. Sublimat-Eisessig.

Die Kerne in den ausgewanderten Entodermzellen verschwinden bald und lassen sich nicht mehr mit Bestimmtheit nachweisen; bei Drüsenzellen sind die Kerne viel länger zu verfolgen.

Die Zone des ektodermalen Drüsenrings, die äußerlich scharf hervortritt, entspricht im Entoderm keine andersartige Zellschicht. Das Entoderm dieser Region gleicht dem des übrigen Polypenkörpers und unterscheidet sich auch während der Reduktion nicht vom letzteren (Fig. 27).

Wieder ganz andere Reduktionsverhältnisse treffen wir im Stiel an. Die Zellen als solche bleiben während des ganzen Prozesses erhalten, was sich ändert sind lediglich ihre Inhalte. Dabei macht das oberste Stielstück, das sogenannte Zwischenstück, eine Ausnahme. Die Beeinflussung ist hier während des ganzen Reduktionsvorgangs minimal (Fig. 34). Die Zellinhalte können sich eventuell um ganz kleine Körner in geringer Zahl bereichern; letztere färben sich nach Osmiumfixierung tief schwarz und lassen damit auf irgendwelche Reservestoffe, vielleicht von fettartiger Natur, schließen. Im übrigen bleiben die plasmaarmen, stark vakuolisierten

Zellen in ihrem Charakter erhalten. An der Stelle, wo das Gewebe des Zwischenstücks in das des eigentlichen Stiels übergeht, ändern sich die histologischen Bilder von in Reduktion stehenden Polypen plötzlich (Fig. 34). Die Zellen des gesamten Stielentoderms wirken als Phagocyten für das isolierte Zellmaterial, das vom sich reduzierenden Polypen geliefert wird. Die Feststellungen, die bei den anderen Arten, speziell bei *Coryne* über diese Region gemacht wurden, können für *Eudendrium* in vollem Umfang wiederholt werden.

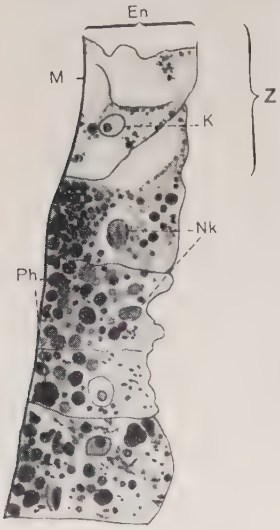

Fig. 34. Entoderm des Stiels am Übergang von Zwischenstück zu eigentlichem Stiel auf einem frühen Reduktionsstadium. Fix. FLEMMING.

Als Abschluß möchte ich besonders noch einmal die abweichenden Reduktionsverhältnisse in den verschiedenen Zonen hervorheben. Ich denke dabei hauptsächlich an die Ergebnisse, die die Untersuchungen über das Entoderm geliefert haben, während das Ektoderm die Zonengliederung nur in beschränktem Maße mitmacht und sich auch bei der Reduktion einheitlich verhält. Die Schemata in Fig. 25, speziell die von *Coryne* und *Clytia*, sind mit gewissen Einschränkungen auch auf *Eudendrium* übertragbar. Das Verhalten von *Clytia* nähert sich dem von *Eudendrium* weitgehend; die Ausbildung eines Zellrings allerdings, wie bei letzterer Art beschrieben wurde, fehlt bei *Clytia*.

Gerade die Resultate über das Verhalten des Entoderms bei dieser Art werden bei der theoretischen Auswertung von großer Wichtigkeit sein.

2. Kolben- und Köpfchenstadium.

Die Reduktionsverhältnisse für die späteren Stadien lassen sich aus dem oben Gesagten ohne weiteres verstehen.

Für das Ektoderm lassen sich die Ergebnisse der bereits behandelten Arten auf *Eudendrium* übertragen. Es bleibt so lange als zelluläre Zellschicht erhalten, so lange es nicht irgendwie von der Resorption erfaßt wird.

Im Entoderm wird der Ring von zottenartigen Zellen am vorderen Ende, sowie die Reste der Tentakel resorbiert, wodurch sich die Form des Polypen wirklich zum Kolben umgestaltet.

Auf dem Kolbenstadium fehlen dem Entoderm hochdifferenzierte Zelltypen, wie Drüsenzellen. Es besteht aus dem flachen, einheitlichen Epithel, das sich während den ersten Reduktionsstadien gebildet hat. Das Fehlen einer auffälligen Phagocytose in dieser Region muß für *Eudendrium* speziell hervorgehoben werden, wenigstens habe ich bei der Durchmusterung meiner Präparate eine solche nie nachweisen können. Es sind lediglich die Entodermschichten des Stiels, die diese Fähigkeit besitzen.

Durch Resorption am jeweiligen Vorderende wird die Kolbenform in die des Köpfchens übergeführt, um nach weiterer Reduktion ganz zu verschwinden.

Auf diesem letzten Stadium bilden die obersten Zellen des Zwischenstücks den vorderen Abschluß. Dabei ist die Ausnahmestellung dieser Region, was die Phagocytose betrifft, geblieben.

Clytia johnstoni Ald.

Der äußere Ablauf der Dedifferenzierung bei *Clytia* deckt sich weitgehend mit dem von *Eudendrium*; diese Prozesse sollen deshalb hier, um eine Wiederholung zu vermeiden, keine besondere Erwähnung finden.

Histologie der Dedifferenzierung.

Da der Reduktionsprozeß der Tentakel dem entsprechenden bei *Eudendrium* gleicht, darüber hinaus aber keine neuen Resultate liefert, so soll er hier übergangen werden. Es ist vor allem das Verhalten des Entoderms im Polypenkörper, das ein besonderes Interesse beansprucht.

Arbeiten, die sich mit der Histologie von *Clytia* befassen, sind mir keine bekannt. Ich bin deshalb in dieser Beziehung auf den Vergleich mit verwandten Arten, vor allem *Campanularia*, angewiesen. Dabei ist es wieder die Arbeit von Jickeli (1883), die mir wertvolle Dienste geleistet hat.

a) Ektoderm.

Außer den typischen Ektodermmuskelzellen ist bei verschiedenen thekaten Hydroiden ein abweichender Zelltyp beobachtet worden. Jickeli hat ihn bereits beschrieben, ohne etwas Bestimmtes über seine Funktion anzugeben. Die Zellart hat eine gewisse Ähnlichkeit mit den Körnerzellen des Entoderms. Ihr Inhalt besteht ebenfalls aus einer großen Zahl von nach Flemming-Fixation

geschwärzten Kugeln. Die Zahl und Größe dieser deckt sich ungefähr mit denen der Körnerzellen. Wie schon Jickeli ist es mir nicht gelungen, den zur Zelle gehörigen Kern nachzuweisen.

G. Teissier und M. Volkonsky erwähnen in ihrer Arbeit (1929) ähnliche Zellen bei allerdings anderen Hydroidenarten und klassifizieren sie als Pigmentzellen. Ich vermute, daß wir es in dem erwähnten Zelltyp ebenfalls mit solchen zu tun haben, nur daß hier infolge der geringen Zahl keine deutliche Pigmentwirkung zustande kommt.

Diese Zellen sind nicht lediglich auf das Ektoderm des Polypenkörpers beschränkt; wir treffen sie im Stiel und in den Tentakeln, ebenfalls ektodermal. Daneben kommen sie selten im Entoderm der Proboscis und der Gastralhöhle vor.

Die Reduktion des Ektoderms gleicht dem entsprechenden Prozeß bei den bereits beschriebenen Arten. Veränderungen in der Zellschicht treten erst kurz vor der Reduktion der betreffenden Region auf (Fig. 37, 38). Das meiste Zellmaterial wird dabei ins Innere der Gastralhöhle aufgenommen, verhältnismäßig wenig fällt nach außen. Die Pigmentzellen sind auf allen Reduktionsstadien zu beobachten; sie werden zusammen mit dem entsprechenden Ektoderm resorbiert, ohne daß sie irgendwelche spezielle Veränderungen erkennen ließen.

b) Entoderm.

Das Entoderm des normalen Hydranthen ist im wesentlichen aus drei verschiedenen Zelltypen zusammengesetzt. Die Entodermmuskelzellen kommen mehr oder weniger in allen Regionen vor. Im eigentlichen Polypenkörper besitzen sie eine hohe, schmale Form, sind oft gestielt und meist relativ plasmareich (Fig. 36). Plasmaarm und demzufolge stärker vakuolisiert werden sie in der Proboscis. Als zweiter Zelltyp sind die Drüsenzellen der Proboscis zu nennen. Ihre Form ist kolbenartig, indem sich ihr distales Ende stark verbreitert, während sie mit ihrem proximalen, verschmälerten Ende der Mesogloea ansitzen. Der Inhalt ist nach Flemming oder Sublimatfixierung fein gekörnt, der Kern steht meist etwas basal. Die Drüsenzellen sitzen im vorderen Drittel der Proboscis am dichtesten, nach der Mitte zu werden sie seltener. Im vorderen Drittel des Mundkegels weisen allerdings nicht alle Zellen die erwähnte körnige Struktur auf; diese letzteren unterscheiden sich aber deutlich von den Entodermmuskelzellen durch ihr viel

dichteres Protoplasma. Es ist wahrscheinlich, daß diese nichtgekörnten Zellen ebenfalls Drüsenzellen darstellen, die sich in einem anderen physiologischen Zustand befinden, evtl. als jüngere Stadien zu betrachten sind. Die Körnerzellen bilden die dritte, wesentliche Zellart des Entoderms. Ihr dichtestes Auftreten fällt an das obere Ende des Gastralraums, direkt vor der Verengerung nach der Proboscis zu. Daneben aber sind sie vereinzelt im Entoderm der übrigen Gastralhöhle und im Mundkegel zu beobachten (Fig. 36).

Am Reduktionsvorgang von *Clytia* können, genau wie bei den bereits beschriebenen Arten die verschiedenen Stadien des Prozesses auseinandergehalten werden. Da aber bei dieser Art speziell das

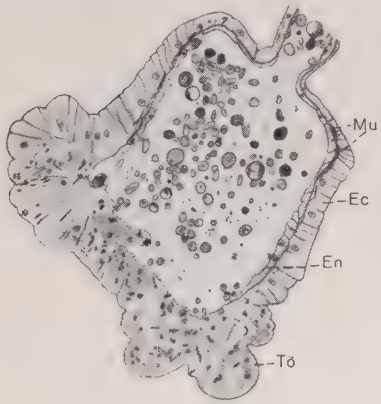

Fig. 35. Frühes Reduktionsstadium von *Clytia*. Fix. Flemming.

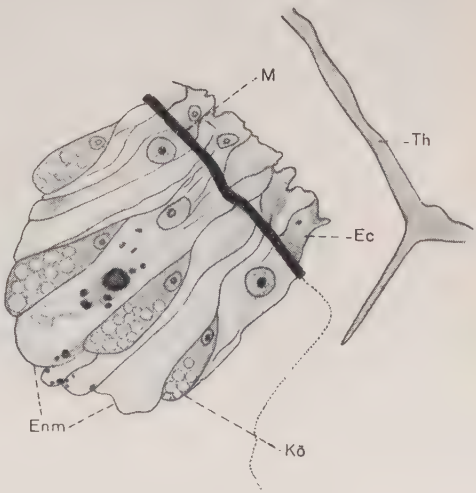

Fig. 36. Ekto-Entoderm der Basalregion eines normalen Tieres. Fix. Flemming.

Entoderm schon sehr früh seine definitive Reduktionsform erhält und sie während der späteren Stadien wenig ändert, so ist diesmal diese Einteilung nicht berücksichtigt worden. Zugleich werden damit Wiederholungen vermieden.

Die Reduktion des Entoderms kann nach zwei ganz verschiedenen Richtungen hin erfolgen, die miteinander durch Übergänge verbunden sind.

1. Die Reduktion beginnt bei allen drei Zellarten ungefähr miteinander. Während im Mundkegel die Auswanderung sehr rasch und vollständig erfolgt und denselben zum Verschwinden bringt, ist dieser Prozeß im Hydranthen weniger intensiv. Die Körnerzellen wandern sämtlich aus, von den Entodermmuskelzellen nur ein Teil,

allerdings der bedeutend größere; der Rest gliedert sich zu einem äußerst flachen Epithel um (Fig. 35). Wenn beim Normaltier das Verhältnis der Breiten von Ekto- zu Entoderm ungefähr 1 : 3 beträgt, so ändert sich das in diesem Fall zu 1 : 1 bis 1 : $^1/_3$ (Fig. 37, 38).

Drüsen- wie Körnerzellen lösen sich vorwiegend als Ganze aus dem Epithel (Fig. 38). In den ausgewanderten Zellen sind in den meisten Fällen die Kerne noch nachweisbar, so daß es wahrscheinlich ist, daß wir in erster Linie ganze Zellen und nicht nur Teile davon vor uns haben. Die Form der Zellen wird rund, sobald sich diese aus dem Verbande gelöst haben. Gelegentlich kann man schon runde Zellen beobachten, die noch an der Mesogloea ansitzen (Fig. 38). Mit dem Auswandern der Nachbarzellen ist eben in diesen Fällen der gegenseitige Druck, der jedenfalls zum größten Teil die Form

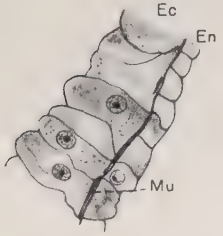

Fig. 37. Ekto-Entoderm aus der Mittelregion eines frühenReduktionsstadiums. Fix. Flemming.

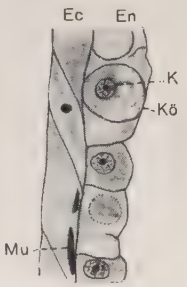

Fig. 38. Ekto-Entoderm der Mittelregion eines de-differenzierten Tieres. Fix. Flemming.

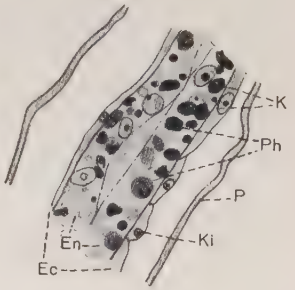

Fig. 39. Ekto-Entoderm aus dem Stiel eines frühen Reduktionsstadiums. Fix. Flemming.

der Zellen bedingt, verloren gegangen und eine Kugelgestalt möglich geworden.

Solange die ausgewanderten Zellen nicht von anderen phagocytiert werden, sind sie leicht zu erkennen und in ihrem Verhalten zu verfolgen. Sobald aber Phagocytose erfolgt, verlieren sie ihre charakteristischen Strukturen, die Drüsenzellen ihren feinkörnigen Inhalt, die Körnerzellen ihre Kugeln und sind nicht mehr bestimmt zu erkennen.

Anders die Nesselzellen. Solange sie sich im Gastralraum, freischwimmend befinden, sind oft noch die dazugehörigen Kerne zu beobachten (speziell nach Azanfärbung). Nach erfolgter Phagocytose verschwinden die Kerne, die Nesselkapseln selber aber bleiben weiterhin sichtbar.

Für die Entodermmuskelzellen ist ein genaues Verfolgen nach dem Auswandern schwierig, da sie keine leicht erkennbaren Differenzierungen aufweisen und deshalb leicht mit den Ektodermmuskelzellen verwechselt werden.

Die Phagocytose von isoliertem Zellmaterial ist auf das Stielentoderm beschränkt (Fig. 39, als Gegenstück dazu ist in Fig. 40 die gleiche Region eines normalen Tieres dargestellt); mit dem Übergang in das flache Epithel der Gastralhöhle hört die Phagocytose fast vollständig auf, es sind nur noch Spuren zellfremder Gebilde nachweisbar.

2. Bei diesem Reduktionsverlauf wird die Proboscis gleich, wie oben beschrieben, zurückgebildet. Das Verhalten des Entoderms

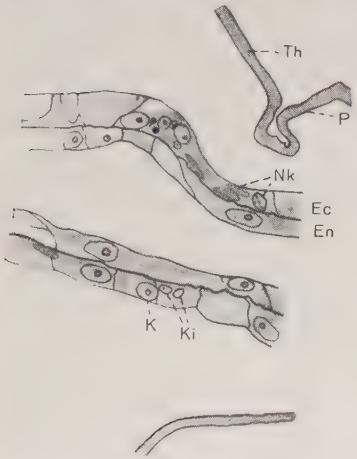

Fig. 40. Ekto-Entoderm aus dem Stiel eines normalen Tieres. Fix. Flemming.

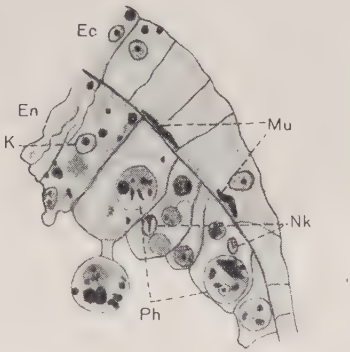

Fig. 41. Ekto-Entoderm aus der Mittelregion eines Hydranthen auf frühem Reduktionsstadium. Fix. Flemming.

im Hydranthen dagegen ist verschieden. Die Zellschicht bleibt lange, meist bis kurz vor das Kolbenstadium erhalten. Dann erst lösen sich die Körnerzellen aus dem Verbande, von den Entodermmuskelzellen aber wandern nur vereinzelte aus.

Nach den ersten Reduktionswirkungen treten in den Zellen des Entoderms kugelige Bestandteile auf, die mit fortschreitender Reduktion beständig an Zahl zunehmen und ungefähr auf dem Kolbenstadium das Maximum erreichen. Der Inhalt der Zellen besteht in diesem Fall, wenn typisch ausgebildet, aus kleineren oder größeren, gegeneinander abgegrenzten Plasmakugeln, dazwischen Nesselkapseln in wechselnder Zahl (Fig. 41). Daneben besitzt jede Zelle

einen normal ausgebildeten Kern und Protoplasmastränge, die sehr häufig nur noch als Wandbelag ausgebildet sind. Da das Stielentoderm auf diesem Stadium ein ähnliches Aussehen hat, gleichen sich die Gewebeschichten der beiden Regionen und gehen ohne Unterbrechung ineinander über.

Bei der weiteren Reduktion des Hydranthen gegen das Köpfchenstadium zu verschwinden die Inhaltskörper mehr und mehr, nicht aber im Stiel. Diese Beobachtung ist sehr wahrscheinlich so zu erklären, daß vor der Reduktion der einzelnen Zonen die betreffenden Bestandteile wieder abgegeben werden.

Fig. 41 zeigt eine Entodermzelle, die an ihren distalen Enden mit solchen Plasmakugeln in Verbindung steht. Diese Ausbildung ist sicherlich nur so zu deuten, daß es sich entweder um eine Abgabe von eigenem, durch Reduktion verändertem Zellmaterial handelt, oder um eine Aufnahme fremder Zellbestandteile. Welche von beiden Möglichkeiten zutrifft, ist aus dem Präparat nicht ohne weiteres zu ersehen, da bei einem solchen Transport von Zellen oder Zellteilen immer nur ein gewisser Moment vom ganzen Verlauf zur Darstellung kommt, über die Richtung, nach der die Bewegung erfolgt, aber direkt nichts ausgesagt werden kann.

Für die Aufnahme fremder Zellbestandteile, also für Phagocytose, sprechen folgende Punkte: Unter den Inhaltskörpern der Entodermzellen werden häufig Nesselkapseln beobachtet, die für diese Zellschicht sicher etwas Fremdes darstellen, also sicher aufgenommen worden sind. Selten gelingt es auch, einzelne Plasmakugeln als Teile von Proboscis-Drüsenzellen zu erkennen. Es ist nun nicht anzunehmen, daß sich die Phagocytose nur auf Nesselkapseln und Drüsenzellen beschränkt, sondern die anderen Zellelemente werden sicherlich in gleicher Weise phagocytiert. Die Beobachtung von normalen Kernen und Protoplasmasträngen in diesen veränderten Entodermzellen spricht ebenfalls für Phagocytose und nicht für Veränderung eigener Zellteile.

Dadurch besteht auf diesem Reduktionsstadium kein Unterschied zwischen dem Entoderm des Hydranthen und dem des Stiels, sowohl was das histologischen Bild, als auch die Vorgänge betrifft, die zu der erwähnten Ausbildung führen.

Das Stielentoderm ist immer die Zellschicht, die zuerst freischwimmende Zellen oder Zellteile aufzunehmen beginnt; dieser Prozeß aber greift sehr rasch auf die basalen und die noch weiter vorn liegenden Regionen des Hydranthen über.

Der weitere Verlauf der Reduktion ist für beide Möglichkeiten leicht zu überblicken. Durch fortwährende Resorption des jeweiligen Vorderendes wird der Polyp in das Köpfchen übergeführt und verschwindet schließlich ganz.

Im ersten Fall bleibt das flache Entoderm, solange es nicht in einer Zone mit Resorption liegt, erhalten. Oft werden die Zellen auf dem Köpfchenstadium wieder etwas höher und bedeutend plasmareicher. Die Zellen machen in diesem Zustand durchaus nicht mehr einen reduzierten und stark beeinflußten Eindruck, sondern man denkt eher daran, daß die Zellen sich an die neuen Bedingungen angepaßt haben und zu erneuter, stärkerer Lebenstätigkeit zurückgekehrt sind. Der ganze Reduktionsverlauf ist in Fig. 25 als Schema wiedergegeben.

Im zweiten Fall entsteht eine ähnliche Ausbildung des Köpfchens. Wenn der Hydranth sich bei der Reduktion dem erwähnten Stadium nähert, so gibt er, wie schon bemerkt seinen phagocytierten Inhalt wieder ab. Dadurch gleichen sich die histologischen Bilder der Köpfchen sehr, seien diese nun nach der ersten oder zweiten Reduktionsart entstanden.

Wie schon bei anderen Formen, so haben wir es auch hier nicht mit zwei völlig voneinander verschiedenen Reduktionsmöglichkeiten zu tun, sondern es können gelegentlich Übergänge zwischen beiden beobachtet werden.

Es ist nicht möglich, irgendwelche Gründe für die Verschiedenheiten im Reduktionsablauf anzugeben. Tiere, die sich in ihrer Reduktionsart unterscheiden, werden wahrscheinlich bei Beginn des Versuchs in ihren physiologischen Zuständen verschieden sein; z. B. könnten Ernährungsunterschiede für die andersartige Reduktion verantwortlich sein. Da die benützten Tiere verschiedenen Stöcken angehören, so wäre es auch denkbar, daß Unterschiede in der Fortpflanzungstätigkeit eine Rolle spielen. Das aber sind nur Vermutungen, sichere Angaben darüber können vorläufig nicht gemacht werden.

Abschließend sei erwähnt, daß bereits 1903 von H. F. Thacher die Reduktion einer nahverwandten Form von *Clytia*, einer *Campanularia*-Art, kurz beschrieben worden ist. Die Versuche wurden mit gewöhnlichem Seewasser durchgeführt. Wie aus den Angaben und Abbildungen zu entnehmen ist, hat Thacher ganz ähnliche Reduktionsverhältnisse vorgefunden. Er gibt ebenfalls an, daß vor der Tentakel- oder Mundkegelresorption das Entoderm des Hydranthen

weitgehende Umänderungen erfährt. Details über die Tentakelreduktion stimmen mit den meinen überein.

Hydra attenuata Pall.

Chlorohydra viridissima Pall.

Die Reduktionsvorgänge von *Chlorohydra* und *Hydra* stimmen in hohem Maße überein, sowohl was ihre Morphologie als auch ihre Histologie betrifft. Die folgende Beschreibung soll deshalb gleichzeitig für beide Arten gelten. Um über die Histologie der normalen Tiere Aufschluß zu erhalten, sind Arbeiten von folgenden Autoren benützt worden: R. Beutler, 1924; J. v. Gelei, 1924, 1925, 1927; J. Hadzi, 1907, 1909; C. F. Jickeli, 1883; J. Kanajew, 1926; O. Mattes, 1925; J. Parker, 1880; G. Roskin, 1922; K. C. Schneider, 1890; P. Schulze, 1918; Steche, 1911; Strelin, 1929; Wermel, 1927.

Äußerer Ablauf der Dedifferenzierung.

Morphologisch betrachtet läßt sich die Reduktion dieser Arten leicht mit derjenigen der Meeresformen in Übereinstimmung bringen. Es sind wieder die Bildungen am vorderen Ende der Tiere, Tentakel und Mundkegel, die zuerst eine Einwirkung zeigen, am Polypenkörper tritt eine solche erst viel später ein.

Der ganze Prozeß sei kurz an einem Beispiel, *Chlorohydra viridissima* in einer Giftlösung von der Konzentration $^1/_{4264}$, beschrieben. Die Zeiten für die verschiedenen Rückbildungsphasen ändern sich, je nach der angewandten Konzentration, wobei die stärkere Lösung einen rascheren Reduktionsablauf bewirkt. Das Wesentliche am Prozeß aber bleibt sich gleich. Ein ähnliches Verhalten läßt sich auch konstatieren, wenn man die Reduktionszeiten für eine bestimmte Konzentration bei *Chlorohydra viridissima* mit den entsprechenden bei *Hydra attenuata* vergleicht.

Die Reduktion wird dadurch eingeleitet, daß sich die Tentakelenden zu Köpfchen verdicken. Auf diese ersten Anzeichen folgt bald ein Verkürzen des ganzen Tentakels; dabei wird aber diese Ausbildung nicht ausschließlich dadurch hervorgerufen, daß die Tentakel bloß verkürzt werden, sondern zugleich mit diesem Prozeß beginnt am vorderen Ende die Reduktion von Gewebepartien. Es sind also beide Prozesse, Verkürzung und Reduktion, für die erwähnte Ausbildung verantwortlich zu machen. Nach 3—4 Tagen sind die Veränderungen bereits so groß, daß die Tentakel nur noch als Höcker

dem Körper aufsitzen; zugleich ist der Mundkegel ebenfalls stark abgeflacht worden.

Auf diese ersten Reduktionswirkungen folgt eine Pause von 7—8 Tagen, während der der Polyp keine weitere, sichtbare Reduktion erfährt, die aber von einer allgemeinen Kontraktion des ganzen Polypenkörpers begleitet ist. Die langgestrekte Form, die der Polyp nach der ersten Beeinflussung angenommen hat und die er auf äußere Reize hin nur wenig ändert, wird zu einer mehr gedrungeneren.

Auf diese Pause folgt innerhalb kurzer Zeit (2—5 Tage) eine weitere Reduktion, die mit dem Zerfall des Tieres endet. Die Tentakelstummel verschwinden und der Polyp nimmt, je nachdem zu den Versuchen große oder kleine Tiere verwendet wurden, eine ovale bis kugelige Form an. Dann erscheint als nächste Veränderung (sehr häufig schon bei Tieren, die die Tentakelstummel noch nicht reduziert haben) am vorderen Ende eine Wolke von abgestorbenem Zellmaterial, die aus der zerfallenden vorderen Körperregion herstammt. Der Prozeß des Zerfalls greift auf die mittleren und hinteren Partien über und endet mit dem Tode des Tieres. Innerhalb der oben angegebenen 2—5 Tage benötigt der ganze Zerfallsprozeß ca. $^1/_2$—1 Tag.

Die angegebenen Zeiten sind alles nur mittlere Werte, da man bei diesen Vorgängen stark mit individuellen Schwankungen rechnen muß. Es ist möglich, daß in dieser Konzentration der Lösung Tiere gelegentlich bis 30 Tage für den ganzen Reduktionsvorgang brauchen. In einer $^1/_{1066}$ Lösung beträgt die Durchschnittszeit noch 8—10 Tage. Eine Zusammenstellung der Zeiten für die verschiedenen Reduktionsphasen in bestimmten Konzentrationen gibt untenstehende Tabelle. Zu beachten ist vor allem die Zeit, die bei *Hydra attenuata* verstreicht, bis die endgültige Reduktion der Tentakel erfolgt und die

Chlorohydra viridissima	$^1/_{2132}$	$^1/_{4264}$	*Hydra attenuata*	$^1/_{4264}$
Normal	2 Tage	4 Tage	Normal	
Tentakel noch als Höcker			Ruheperiode, Tentakel mindestens noch als Höcker erhalten, meist länger	46 Tage
Ruheperiode, Tentakel immer noch als Höcker	10 „	8 „		
Weitere Reduktion der Tentakel	2 „	3 „	Weitere vollständige Reduktion der Tentakel	1—2 „
Zerfall			Zerfall	

äußerst geringe Zeitspanne, die für diesen letzten Prozeß und zugleich für den Zerfall des Tieres benötigt wird.

Interessant erscheint, daß es trotz verschiedener Maßnahmen nicht gelungen ist, Tiere für längere Zeit in kleineren Mengen (100 ccm) Basler Brunnenwasser zu halten. Nach 2—3 Tagen waren die Tiere meist zerfallen, während andere in schwachen Giftlösungen bis zu einem Monat lebten. Sobald die Konzentration unter eine Verdünnung von $^1/_{8528}$ sank, machte sich die Wirkung des reinen Brunnenwassers bemerkbar und die Tiere starben sehr rasch ab. Es soll aber hier in diesem Zusammenhang nicht weiter auf dieses Problem eingegangen werden.

Bei *Hydra attenuata* sind die Zeiten für die Reduktion etwas größer. Die Rückbildung der Tentakel ändert sich scheinbar bei dieser Art. Man beobachtet häufig, daß, nachdem die Tentakel zu Stummeln reduziert worden sind, sie am nächsten Tag wieder z. B. $^2/_3$ der normalen Länge erreichen. In solchen Fällen aber handelt es sich nicht um eine Umkehr in der Reduktion, sondern um ein bloßes Nachlassen der muskulären Verkürzung, die Reduktion selber ist nicht unterbrochen.

Histologie der Dedifferenzierung.

a) Tentakel.

Der histologische Bau der Tentakel bei den Süßwasserhydroiden ist insofern ein anderer, als das Innere derselben nicht durch eine Reihe von Entodermzellen ausgefüllt ist, sondern einen hohlen Schlauch darstellt. Der Rückbildungsprozeß beginnt damit, daß am oberen Ende eine Öffnung in der Mesogloea auftritt, durch die die Ektoderm- und Nesselzellen der Spitze einwandern. Dabei lösen sich mit den Ektoderm- auch die Entodermzellen der entsprechenden Region aus dem Verbande. Die Reduktion der Ekto- und Entodermzellen erfolgt also hier miteinander, am oberen Ende beginnend; die Entodermzellen der untersten Region, der Ansatzstelle am Polypenkörper, wandern erst aus, wenn die betreffende Region in Reduktion tritt.

Bei der Reduktion wandern die Zellen vorwiegend als ganze aus. Sobald sie aber in das Innere der Tentakel oder in die Gastralhöhle gelangen, zerfallen sie sehr rasch und werden ausgestoßen. Man findet deshalb im Innern des Polypen selten Reduktionsstadien von bestimmten Zellen und Anhäufungen von zerfallenem Zellmaterial sind ebenfalls nicht häufig.

Die symbiontischen Algen der Chlorohydra zeigen keine besonderen Reduktionserscheinungen, das gilt sowohl für das Entoderm

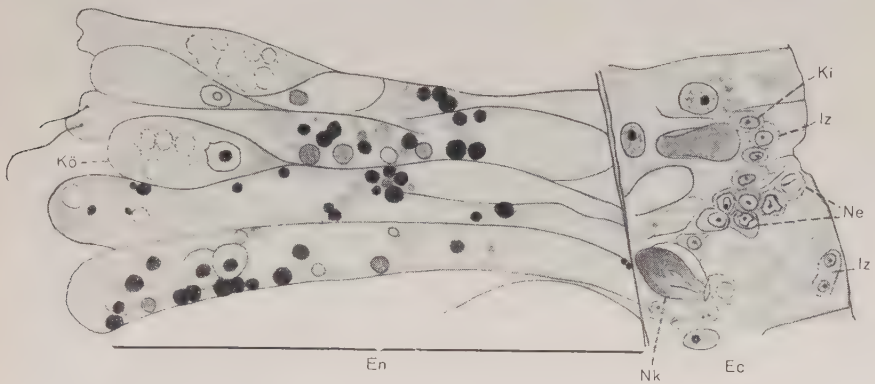

Fig. 42. Ekto-Entoderm der Mittelregion einer normalen *Hydra attenuata*. Fix. Flemming.

der Tentakeln als auch für das des übrigen Polypen; sie gelangen erst außerhalb der Zellen, wenn diese zerfallen.

b) Polypenkörper.

Innerhalb des Polypenkörpers nimmt der Mundkegel in bezug auf die Reduktion eine besondere Stellung ein. Er wird sehr früh reduziert, meist bevor die Tentakel als Stummel ausgebildet sind, zeigt aber während des ganzen Prozesses keine Besonderheiten, so daß das, was weiter unten über die Reduktion des Ento- und Ektoderms gesagt wird, ebenfalls für ihn zutrifft. Den einzigen Unterschied bildet der Zeitpunkt, an dem die Reduktion erfolgt.

Fig. 43. Ekto-Entoderm eines dedifferenzierten Tieres von *Hydra attenuata*. Fix. Flemming.

Im übrigen Polypenkörper bleiben die beiden Zellschichten bis zum letzten halben Tag des ganzen Reduktionsvorgangs erhalten. In den Entodermzellen nehmen allerdings Protoplasma, Nahrungskörper und wahrscheinlich auch Zellsaft stark ab (Fig. 43, in Fig. 42 ist im Gegensatz dazu die entsprechende Region eines normalen Tieres dargestellt); sie zeigen (wenigstens in den fixierten Präparaten) geschrumpfte Formen, sind aber in ihren Umrissen und mit ihren Inhaltsteilen wie Kerne und Chlorellen, sofern solche vorhanden, noch deutlich erkennbar. Durch die bereits erwähnte Kontraktion des ganzen Polypenkörpers bekommen die Zellschichten, vor allem das Entoderm, ein viel höheres und dichteres Aussehen, als es meist auf frühen Reduktionsstadien der Fall ist, wo infolge der Streckung Ekto- und Entoderm nur als ganz schmale Zellschicht der Mesogloea anliegen.

Mit dem Zerfall des Polypen ändern sich diese Verhältnisse.

Ektoderm.

Die Ektodermzellen gehen im allgemeinen sehr rasch aus dem scheinbar noch normalen Zustand in den Zerfall über; Veränderungen innerhalb der Zelle, wie Abkugeln des Protoplasmas, die bei anderen Formen diesem Prozeß vorangehen, sind selten zu beobachten.

Der Zerfall beginnt am vorderen Ende und schreitet nach der Mitte zu fort. Durch diesen Vorgang nimmt die Zellschicht beträchtlich an Breite zu und bildet die Wolke von abgestorbenem Zellmaterial, die bereits weiter oben erwähnt wurde. Das zerfallene Gewebe bleibt noch einige Zeit an der Mesogloea haften, fällt dann aber zusammen mit dem gleich veränderten Entoderm vom restlichen, noch lebenden Gewebe ab. Sobald die mittleren Regionen von der Reduktion und dem damit verbundenen Zerfall berührt sind, ändert sich der ganze Vorgang. Im noch erhaltenen Ektoderm sind während der folgenden Reduktion keine zeitlichen Unterschiede mehr in den verschiedenen Regionen festzustellen, die gesamte Gewebeschicht zerfällt als Ganzes. Es ist natürlich trotzdem möglich, daß noch zeitliche Verschiedenheiten vorhanden sind; in diesem Fall aber müssen diese so klein sein, daß sie nicht mehr beobachtet werden können und man eher das Bild eines gleichzeitigen Zerfalls erhält.

Entoderm.

Ein Auswandern von Zellen aus dem Entoderm, das bei den Meeresformen dem eigentlichen Zerfall vorausgeht, ist bei diesen Arten nicht zu beobachten. Die Gewebeschicht bleibt vor und eine

Zeitlang nach dem Zerfall noch in ihren Umrissen erhalten, die Zellgrenzen dagegen verschwinden und Protoplasmastrukturen, Kerne, evtl. Chlorellen liegen wirr durcheinander, ohne daß ihre Zugehörigkeit zu bestimmten Zellen noch erkannt werden könnte (Fig. 44). Selbst die Körnerzellen, die bei anderen Formen in erster Linie auswandern, bleiben an der Mesogloea sitzen und machen dieselben Zerfallsveränderungen durch.

Der ganze Prozeß beginnt wieder am vorderen Ende, die mittleren und hinteren Regionen werden zeitlich später verändert. Es ist von besonderer Wichtigkeit, daß bei den Süßwasserformen die Reduktion des Polypenkörpers vorne beginnt und in gleicher Weise

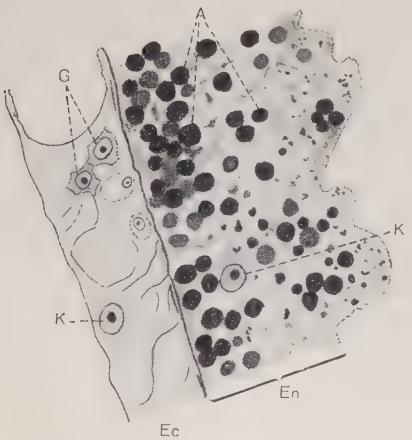

Fig. 44. Ekto-Entoderm eines stark dedifferenzierten Tieres von *Chlorohydra*. Fix. Flemming.

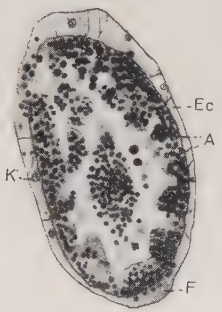

Fig. 45. *Chlorohydra*, stark dedifferenziertes Tier. Fix. Flemming.

nach hinten zu fortschreitet. Zeitlich stimmt die Reduktion der beiden Gewebeschichten allerdings nicht ganz überein, die Reduktion des Entoderms geht der des Ektoderms voraus. Wenn die hintersten Regionen des Entoderms bereits zerfallen sind, so hat der entsprechende Prozeß im Ektoderm erst ungefähr die mittleren Regionen erreicht. Die letzten Reduktionsstadien weisen aus diesem Grunde immer ein bereits zerfallenes, in seinen Umrissen noch erhaltenes Entoderm auf, während das Ektoderm bis an das jeweilige vordere Ende noch zelluläre Struktur erkennen läßt (Fig. 45). Von diesem Zeitpunkt an ist keine weitere, stufenartige Reduktion mehr festzustellen; das Ektoderm zerfällt, wie oben erwähnt, überall gleichzeitig und bestimmt zugleich den Zerfall des ganzen Tieres.

Mesogloea.

Erkennbare Veränderungen in der Mesogloea, z. B. Verdichtungen oder Unterbrüche sind während der Reduktion nur selten festzustellen; sie behält den Charakter einer dünnen Trennungsschicht bei. Kanajew hat 1928 speziell auf den sogenannten Porus aboralis hingewiesen, eine Öffnung in der Mesogloea der Fußscheibe, die regelmäßig auftritt. In den Reduktionspräparaten läßt sich erkennen, daß diese Öffnung, genau wie eine solche am Vorderende, als Austrittsstelle für Chlorellen, Nesselkapseln und anderes Zellmaterial dienen kann (Fig. 46).

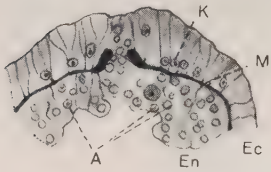

Fig. 46. *Chlorohydra*. Porus aboralis bei einem dedifferenzierten Tier. Fix. Duboscq-Brasil.

Abschließend sei erwähnt, daß bereits 1906 E. Schultz der Reduktion von *Hydra attenuata* eine Arbeit gewidmet hat. Er ließ die Tiere hungern und erreichte damit ebenfalls eine Rückbildung. Die Histologie des ganzen Vorgangs ist dabei aber nur ungenügend berücksichtigt worden. Für das Ektoderm gibt Schultz dabei an, daß es während der Reduktion zu einem Syncytium umgewandelt werde. Ich kann ihm, wie aus obiger Beschreibung hervorgeht, in diesem Punkt nicht bestimmen und betrachte eine ungünstige Fixierung als die Ursache dieser Angabe.

Kurze Zusammenfassung der Reduktionsprozesse bei den verschiedenen Arten.

Wie die Einzelbeschreibung der verschiedenen Reduktionsprozesse gezeigt hat, ist es nicht möglich, einen einheitlichen Reduktionstypus aufzustellen, sondern jede Form hat ihre besonderen Reduktionserscheinungen, die selbst innerhalb der Art nicht konstant bleiben. Es soll im folgenden für jede Art das Charakteristische im Reduktionsablauf hervorgehoben werden, um einige, für die Diskussion wichtige Punkte besonders zu betonen.

Süßwasserhydroiden *(Hydra attenuata, Chlorohydra viridissima).*

Wenn auch, wie oben bemerkt, nicht bei allen Arten ein einheitlicher Reduktionsablauf festgestellt werden kann, so ist wenigstens innerhalb der paar Vertreter der Süßwasserhydroiden ein solcher zu beobachten. Sie bilden in dieser Hinsicht eine Ausnahme. Die

Reduktion der Tentakel ist verschieden von der bei den Meeresformen. Es scheint eine Beziehung zwischen dem Bau der Tentakel und deren Reduktion zu bestehen. Bei den Süßwasserhydroiden sind die Tentakel hohl, die Reduktion beginnt gleichzeitig in beiden Zellschichten am oberen Ende und schreitet nach der Ansatzstelle zu fort.

Ein ähnliches Fortschreiten bei der Reduktion ist auch innerhalb des Polypenkörpers festzustellen. Die beiden Zellschichten bleiben sehr lange erhalten und weisen keine erkennbare Zellauswanderung auf. Diese Tatsache ist besonders in bezug auf das Entoderm hervorzuheben, während das Ektoderm auch bei den Meeresformen ein ähnliches Verhalten zeigt.

Erst kurz vor dem Zerfall des Polypen lassen sich in beiden Zellschichten die ersten tiefgreifenden Veränderungen erkennen, die darin bestehen, daß die Zellen direkt an ihrer Ansatzstelle zerfallen. Dieser Zerfall tritt zeitlich etwas früher im Ento- als im Ektoderm auf, beginnt aber in beiden Zellschichten am vorderen Ende und schreitet nach der Mitte zu fort (Mundkegel und Tentakel sind an diesem Zeitpunkt resorbiert).

Innerhalb der restlichen unteren Hälfte findet ein gleichzeitiger Zerfall statt, es sind keine zeitlichen Unterschiede mehr zu beobachten.

Was für die späteren theoretischen Auswertungen besonders wichtig erscheint, ist die von vorn nach hinten zu fortschreitende Reduktion, sowohl was Tentakel als auch Polypenkörper betrifft. Neben *Chlorohydra vir.* und *Hydra att.* lassen auch vereinzelte Präparate von *Pelmatohydra* keine Abweichungen in diesem Verlauf erkennen.

Coryne spez.

Die Reduktion der Tentakel stimmt bis zu einem gewissen Grade mit der bei den Süßwasserformen überein. Die Einwirkung beginnt aber an den Ansatzstellen der Tentakel, indem die Entodermzellen auseinanderweichen und einen Kanal entstehen lassen. Dieser Vorgang schreitet spitzenwärts fort. Ist die Spitze erreicht, so erhält die Mesogloea eine Unterbrechung und die gemeinsame Reduktion von Ekto- und Entoderm erfolgt, am vorderen Ende beginnend und sich nach der Ansatzstelle zu fortsetzend.

Der Mundkegel, sowohl bei *Coryne* als auch bei *Syncoryne* wird nicht sofort von der Reduktion erfaßt, sondern erfährt erst später, wenn die Tentakel bereits reduziert worden sind, seine wesentlichen Veränderungen. Durch seine Reduktion wird zugleich auch

die allmähliche Resorption des Polypenkörpers eingeleitet. Bevor aber dies eintritt, bevor also die vorderste Zone reduziert wird, ändern sich die Verhältnisse in den unteren Regionen.

Dabei unterscheiden sich Sommer- und Wintertiere. Die Wintertiere ähneln in ihrer Reduktion insofern den Süßwasserhydroiden, als ein Auswandern von Entodermzellen vor der eigentlichen Resorption gering ist. Die wesentlichen Reduktionsvorgänge beginnen am vorderen Ende und setzen sich nach den tieferliegenden Regionen zu fort.

Das Entoderm des Stiels wirkt als phagocytierende Zellschicht, ebenfalls das des Polypenkörpers, nur in viel geringerem Maße. Durch die Ausnahmestellung des sog. Zwischenstückes ist eine kontinuierliche, phagocytierende Zellschicht vom Stiel zum Hydranthen unterbrochen.

Während die Wintertiere in ihrer Reduktion noch Anklänge an die der Süßwasserhydroiden zeigen, verläuft sie bei den Sommertieren in einer Art und Weise, wie sie im allgemeinen für die übrigen untersuchten Meeresformen charakteristisch ist. Es ist in erster Linie das Entoderm der Basal und Mittelregion im Polypenkörper, das zeitlich mit den ersten Einwirkungen in den Tentakeln und vor der Proboscisreduktion tiefgreifende Umänderungen erfährt. Der Großteil der Entodermzellen wandert aus, der Rest gliedert sich zu einem flachen Epithel um. Das Entoderm in der vorderen Körperregion dagegen bleibt weitgehend erhalten.

Die weitere Reduktion unterscheidet sich nicht prinzipiell von der bei anderen Arten. Wenn die Resorption der Tentakel ihrem Ende entgegengeht, so erfolgt die des Mundkegels, die dann ihrerseits von der allmählichen Reduktion des Polypenkörpers abgelöst wird. Dabei werden Ekto- und Entoderm ungefähr gleichzeitig resorbiert. Es muß hervorgehoben werden, daß das Ektoderm, entsprechend seiner Lage und seiner Funktion als Körperdecke gegen die Reduktion bedeutend widerstandsfähiger erscheint als das Entoderm. Es wird erst kurz vor der eigentlichen Resorption verändert. Mit Ausnahme von *Syncoryne* gilt das für alle untersuchten Arten.

Syncoryne spez.

Genau wie bei *Coryne* sind auch bei *Syncoryne* zwei ähnliche Reduktionsmöglichkeiten zu erkennen, indem das Entoderm der Basal- und Mittelregion entweder stark oder nur gering beeinflußt wird. In diesem Fall aber scheint es, daß die geringe Auswanderung von

Zellen mit einer sehr raschen Reduktion zusammenhängt (innert $^1/_2$—1 Tag), während bei einer langsameren immer auf sehr frühem Zeitpunkt ein flaches Epithel gebildet wird. Erwähnenswert scheint es, daß die beiden Reduktionsmöglichkeiten durch Übergänge miteinander verbunden sind.

Der Großteil der Tiere weist eine erkennbare Zellauswanderung im Entoderm der Basal- und Mittelregion auf, die stärker oder geringer sein kann und nur bei wenigen Tieren vollständig vermißt wird.

Eine Ausnahme macht bei *Syncoryne* das Verhalten des Ektoderms. In der Zone des Mundkegels und nach den untersten Tentakeln behält die Zellschicht die normale Struktur bei, während sie in den dazwischenliegenden Zonen Veränderungen erfährt, die einem Zerfall gleichkommen. Die Übergänge der verschiedenen Regionen sind, wie die Abbildungen zeigen, äußerst scharf. Obwohl auch das Entoderm starke Umwandlungen erfährt, dabei aber immer zellulär bleibt, erweist sich in diesem Fall doch das Ektoderm als das weniger widerstandsfähige Gewebe. Mit Ausnahme des Ektoderms deckt sich der Reduktionsprozeß von *Syncoryne* mit dem von *Coryne*. Eine Ausnahmestellung des Zwischenstücks fehlt. Neben dem Entoderm des Stiels findet auch in dem des Hydranthen eine geringe Phagocytose statt, besonders wenn dasselbe nur eine schwache Beeinflussung erfahren hat.

Eudendrium ramosum.

Während wir in der Reduktion der bisher beschriebenen Arten immer noch Anklänge an die der Süßwasserhydroiden vorfanden, fehlen solche für *Eudendrium* vollständig. Die Reduktion erfolgt in einer von den Süßwasserhydroiden verschiedenen Art und Weise, wie sie allerdings bereits bei *Coryne* und *Syncoryne* beobachtet wurde, hier aber im Extrem ausgebildet ist. Die Reduktion der Tentakel fängt damit an, daß die Entodermzellen in den Gastralraum auswandern. Dieser Prozeß beginnt höchst wahrscheinlich an der Basis und setzt sich spitzenwärts fort. Ist die Spitze erreicht, so wird die Mesogloea unterbrochen und die Reduktion des Ektoderms erfolgt in umgekehrter Richtung, von der Spitze zur Basis.

Mit oder noch vor den ersten Reduktionswirkungen in den Tentakeln, und vor einer solchen im Mundkegel findet im Entoderm der Basal- und Mittelregion des Polypenkörpers eine äußerst starke Zellauswanderung statt. Die Gewebeschicht wird durch diese Vorgänge in ein flaches Epithel umgewandelt. Auf diese Prozesse folgt

zeitlich die Reduktion des Mundkegels, wobei nur das Entoderm reduziert wird, das Ektoderm erhalten bleibt und als Dach des Kolbens wirkt. Zwischen dem Mundkegel und der Basal- und Mittelregion ist ein Ring von langgestreckten Zellen eingeschaltet, die während den ersten Reduktionsperioden nur geringfügige Veränderungen erfahren. Sie verlieren wohl ihre Nahrungskörper, die sie evtl. enthalten können, die Zellen selber aber bleiben erhalten, bis der Polyp Tentakel und Mundkegel reduziert hat und ins sog. Kolbenstadium eingetreten ist.

Zu diesen 3 Entodermzonen treten noch 2 weitere hinzu, wenn wir die Verhältnisse im Stiel berücksichtigen. Das oberste Stielstück, bedeutend breiter als der Hauptteil des Stiels und schon äußerlich erkennbar, läßt während der Reduktion eine Phagocytose fast vollständig vermissen. Der nach unten zu anschießende eigentliche Stiel weist im Gegensatz eine sehr intensive und mit fortschreitender Reduktion beständig zunehmende Phagocytose auf.

Es ist ausdrücklich hervorgehoben worden, das diese zonalen Verschiedenheiten in der Reduktion nur für das Entoderm gültig sind und im Ektoderm nichts von diesen entodermalen Regionen zu beobachten ist. Das Ektoderm bleibt normal erhalten, bis zur entgültigen Resorption, die zusammen mit dem entsprechenden, aber, wie bereits bemerkt, schon vorher verändertem Entoderm erfolgt.

Clytia johnstoni.

Während *Eudendrium* in seiner Reduktion einen sehr einheitlichen Typus repräsentiert, ist ein solcher bei *Clytia* nicht mehr so ausgeprägt. Der Reduktionsverlauf schwankt zwischen zwei verschiedenen Möglichkeiten. Der eine Ablauf deckt sich weitgehend mit dem von *Eudendrium*. Unterschiede bestehen einmal darin, daß die Zone des Zellrings am Übergang von Mundkegel zu Polypenkörper fehlt, deshalb auch in der Reduktion nicht hervortreten kann. Im weiteren ist im Stielentoderm eine Unterscheidung in Zwischenstück und eigentlichen Stiel nicht möglich, sowohl beim normalen als beim reduzierten Tier; die Phagocytose erfolgt gleichmäßig im gesamten Stielentoderm.

In der Reduktion aber ist es wieder das Entoderm in der Basal- und Mittelregion des Polypenkörpers, das zuerst eine Umwandlung erfährt. Die Reduktion der Tentakel geht höchstens mit, meist erst nach diesen Einwirkungen vor sich; die des Mund-

kegels erfolgt zeitlich immer später. Das Ektoderm macht wie bei *Eudendrium* die zonalen Verschiedenheiten nicht mit, sondern verändert sich erst bei der endgültigen Resorption.

Die 2. Reduktionsmöglichkeit hat Ähnlichkeit mit einer entsprechenden bei *Coryne* und *Syncoryne*. Das Hauptmerkmal dieser Reduktion besteht in der geringeren Beeinflussung der Basal- und Mittelregion im Entoderm, ein vollständiges Fehlen der Zellauswanderung ist dagegen nie zu beobachten. Während bei der ersten Reduktionsart eine Phagocytose im Polypenkörper fehlt und nur auf den Stiel beschränkt ist, dehnt sich eine solche bei diesem Reduktionsverlauf auch auf den Hydranthen aus.

Es sind Präparate vorhanden, die Übergänge zwischen diesen beiden Reduktionsarten wahrscheinlich machen. Allerdings sind diese Präparate ziemlich selten. Aus dieser Tatsache scheint der Schluß gerechtfertigt, daß die Reduktion in den meisten Fällen nach einem der beiden Extreme abläuft und nur selten einmal auf eine Art und Weise erfolgt, die zwischen diesen Extremen liegt.

In der weiteren Reduktion stimmt *Clytia* mit *Eudendrium* und den übrigen Arten überein.

B. Theoretischer Teil.

Die Child'sche Gradiententheorie.

Für Child und seine Schüler ist die Rückbildungsart niederer Organismen eine wichtige Stütze für eine von Child aufgestellte Ganzheitstheorie. Allerdings lassen sie bei ihren Arbeiten eine genaue histologische Prüfung der Vorgänge meist vermissen und basieren ihre theoretischen Schlüsse zur Hauptsache nur auf grob morphologische Beobachtung. Es erhebt sich die Frage, wie sich meine Resultate, wenn die Histologie des Prozesses berücksichtigt wird, zu den theoretischen Auswertungen der Child'schen Schule stellen.

Die ursprüngliche Fassung dieses Kapitels enthielt eine eingehende Zusammenfassung der Child'schen Theorie, die für die Drucklegung ziemlich viel Raum beansprucht hätte. Äußere Umstände nötigen mich, hier nur diese stichwortartige Zusammenfassung zu geben. Es wird sich vielleicht später einmal eine Gelegenheit zeigen, in anderem Zusammenhang etwas eingehender auf diese Theorie einzugehen.

Die Grundlage der Child'schen Theorie ist die Gradientenlehre. Niedere Tiere und Entwicklungsstadien höherer Tiere mit einer deutlich ausgebildeten Hauptachse in eine schwache, nicht direkt tödliche Giftlösung gebracht, zeigen ein ganz bestimmtes, immer ähnliches Verhalten gegenüber dieser Lösung. Die vorderste Region reagiert gegenüber der Giftlösung zeitlich zuerst, wird am stärksten beeinflußt und stirbt, wenn der Reiz andauert, zuerst ab. Nach hinten zu nehmen diese Einwirkungen in jeder Beziehung ab, und der evtl. nachfolgende Zerfall tritt zeitlich immer später ein. Dieses abgestufte Wirkungsgefälle bezeichnet Child als einen Gradienten. Solche Gradienten wurden bei den verschiedensten Tieren und Pflanzen nachgewiesen.

Die Ausführungen Child's über die Natur des Gradienten lassen sich in folgende Punkte zusammenfassen:

1. Der Gradient ist in erster Linie ein Stoffwechselgradient; er wird dabei in den vielen Fällen, wo er mit der Hauptachse des Tieres oder der Pflanze zusammenfällt, zum Axialgradienten.

Neben diesem Hauptgradienten sind noch sekundäre Gradienten möglich. Beispiel: In den Tentakeln der Coelenteraten von der Tentakelspitze zur Ansatzstelle am Polypenkörper.

2. Der Gradient ist primär immer quantitativer Natur. Die verschiedensten Reagentien rufen bei den verschiedensten Tieren und Pflanzen immer wieder ähnliche Veränderungen hervor. Daraus schließt Child, daß es lediglich quantitative Unterschiede sein können, die den Gradienten ausmachen.

Aus diesen Tatsachen ergibt sich der Schluß, daß für Child der Gradient physiologischer Natur ist. Er kann sekundäre Prozesse im Organismus auslösen, die letzten Endes zur Entstehung von morphologischen Unterschieden, den Organen führen. Für Child ist es nun wichtig, diesem Gradienten eine präzisere Definition zu geben. Eine erste, nähere Formulierung erreicht er mit der Bezeichnung: Stoffwechselgradient. Es sind vor allem Stoffwechselvorgänge, die dem Gradienten entlang an Intensität ab- oder zunehmen.

Eine weitere, genauere Definition für den Stoffwechselgradienten bekommt er dadurch, daß er denselben mit einem sogenannten Reizleitungsgradienten in Beziehung bringt. Wenn nach Child irgendein Reiz auf eine unorganisierte Protoplasmamasse trifft, so entsteht in dieser ein Reizleitungsgradient. Die Wirkung des äußeren Einflusses ist in der Region, wo er auf das Protoplasma auftrifft, am stärksten und nimmt mit der Weiterleitung graduell ab, d. h. die

Reizleitung erfolgt mit „Dekrement“ (decrement). Wir haben es in diesem Falle mit einem Reizleitungsgradienten zu tun.

Child untersucht das Wesen eines solchen Reizleitungsgradienten und kommt zum Schluß: Der Reizleitungsgradient unterscheidet sich vom Stoffwechselgradient nur durch seine Inkonstanz. Dauert der Einfluß auf eine Protoplasmamasse eine gewisse Zeit an, so nimmt der Reizleitungsgradient eine konstante Form an, mit anderen Worten: Der Reizleitungsgradient geht in den Stoffwechselgradient über.

Die weiteren Ausführungen Child's nehmen ihren Ausgangspunkt vom Stoffwechselgradienten. Sie betreffen einmal die Frage über die Entstehung der Organe. Child glaubt auf das bestimmteste, daß sich im Protoplasma aus bloßen quantitativen Unterschieden solche qualitativer Art herausbilden können. Die so unterscheidbaren Regionen geben die Basis zur Bildung von Organen.

Eine letzte Fragengruppe in diesem Zusammenhang, auf die Child eine Antwort gibt, läßt sich folgendermaßen formulieren: Wieso faßt der Gradient die verschiedenen Regionen eines Organismus zu einem Ganzen zusammen?

Zur Klärung dieser Frage benützt Child die bekannte Tatsache, daß die oberste Zone im Gradienten eine gewisse Kontrolle über die weiter unten liegenden Zonen ausübt. Sie ist z. B. bestimmend bei Regenerationsvorgängen am Körper, indem solche von der Apicalzone aus geregelt werden. Dasselbe Verhalten ist auch bei der Normalentwicklung feststellbar, wobei das Wirkungszentrum sehr früh angelegt wird.

Die Bildung eines ausgewachsenen Organismus, eines „Ganzen“ ist also nur möglich, wenn dieses Verhältnis von Apikalzone zu den übrigen Körperpartien wirksam ist. Child bezeichnet es als Dominanz-Subordinationsverhältnis.

Ich muß mich mit diesen Betrachtungen über die Child'sche Theorie begnügen. Es ist eine Theorie, die eine autonome Entwicklung verneint und als Urheber einer solchen immer äußere Einflüsse als wirksam betrachtet. Die Grundlage des ganzen Erklärungsversuches bildet die Gradientenlehre. Der Gradient schafft die quantitativen Verschiedenheiten, die letzten Endes zur Entstehung von qualitativen Verschiedenheiten, d. h. Organen, führen. Das Dominanz-Subordinationsverhältnis regelt diese Bildungen und faßt den Organismus zu einem Ganzen zusammen.

Diskussion der Versuchsergebnisse.

1. Zur Child'schen Theorie.

Die Resultate über die Morphologie des Reduktionsablaufs lassen sich ohne weiteres mit den Child'schen Ausfürungen in Übereinstimmung bringen. In allen Fällen sind es die Bildungen am vorderen Ende, Tentakel und Mundkegel, die zuerst eine Einwirkung erkennen lassen. Der eigentliche Zerfall beginnt ebenfalls am vorderen Ende und setzt sich nach den Basalregionen zu fort. Es ist eine von vorn nach hinten fortschreitende Reduktionswelle feststellbar und die Behauptung, daß eben hier ein Axialgradient die Grundlage für dieses Verhalten bildet, läßt sich auf der Basis äußerer, morphologischer Beobachtung durchaus halten. In dieser Beziehung stellen die Versuchsergebnisse auch nichts Neues dar, sondern sind lediglich als eine Bestätigung von bereits bekannten Resultaten zu bewerten, die an Vertretern der Coelenteraten, Würmern, Tunicaten usw. gewonnen wurden.

Wenn wir aber zu den Ergebnissen einer morphologischen Untersuchung die einer histologischen hinzufügen, so ändert sich die Sachlage in vielen Fällen wesentlich. Der große Nachteil aller Arbeiten der Child'schen Schule besteht darin, daß die Histologie der jeweiligen Vorgänge viel zu wenig oder gar nicht berücksichtigt worden ist. Die histologische Untersuchung ist vorläufig immer noch eine wichtige Methode, um irgendeinen Vorgang genau zu erforschen; wenn diese Methode ungenügend benützt wird und man sich bloß auf die grob morphologischen Resultate stützt, so entstehen leicht Unstimmigkeiten, die einem Erklärungsversuch zum Schaden gereichen.

Bei einzelnen der untersuchten Arten trifft die Annahme eines Gradienten, der die Reduktion bestimmt, auch nach einer histologischen Prüfung dieser Prozesse zu. Die Süßwasserhydroiden fügen sich durchaus in das Reduktionsschema der Child'schen Schule ein. Die vordersten Regionen, sowohl der Tentakel als auch des Polypenkörpers erfahren die ersten Einwirkungen, die nächst unteren Zonen werden später und die basalen Gebiete zuletzt beeinfußt.

Innerhalb der Meereshydroiden trifft eine solche Erklärung für die Tentakel von *Syncoryne* und *Coryne* in beschränktem Maße zu. Wir haben gesehen, daß bei diesen Formen die Entodermzellen durch Auseinanderweichen einen Kanal entstehen lassen, womit das Tentakelentoderm gleichsam auf die Form der Süßwasserhydroiden ge-

bracht wird. Dieser erste Reduktionseinfluß beginnt an der Basis und setzt sich spitzenwärts fort, also im entgegengesetzten Sinne eines typischen Gradienten. Ist der Kanal einmal gebildet, dann tritt die weitere Reduktion durchaus im Sinne der Süßwasserhydroiden ein.

Die Tentakel von *Clytia* und *Eudendrium* lasse ich vorläufig außerhalb meiner Betrachtungen, da ein sicheres Feststellen des Reduktionsverlaufs nicht möglich war. Es scheint aber, daß wir es hier bereits mit andersartigen Vorgängen zu tun haben, indem die Auswanderung der Entodermzellen von der Basis zur Spitze fortschreitet und durch eine Reduktion des Ektoderms in umgekehrter Richtung abgelöst wird.

Die Reduktion der Hydranthen bei den Meereshydroiden erfolgt nicht mehr im Sinne eines Gradienten, obwohl der äußere Ablauf der Reduktion im großen und ganzen dem bei den Süßwassertieren gleicht. Die graduelle, von vorn nach hinten fortschreitende Reduktion wird bei den Meereshydroiden durch eine regionale ersetzt. Dabei folgen die einzelnen Regionen in der Reihenfolge ihrer Beeinflussung nicht von vorne nach hinten aufeinander, sondern es wird z. B. vor oder mit der vordersten Region die am weitesten basalwärts gelegene des Hydranthen verändert, während eine dazwischenliegende erhalten bleibt. Am deutlichsten sind diese regionalen Einwirkungen bei *Eudendrium* ausgebildet, lassen sich aber bei allen untersuchten Meeresformen mehr oder weniger erkennen.

Im Entoderm des Polypenkörpers von *Eudendrium* beginnt die Beeinflussung in der Basal- und Mittelregion, greift dann auf den Mundkegel über, während die dazwischenliegende Zone des Zellrings bis zum Kolbenstadium erhalten bleibt. Zugleich haben sich im Stiel die Zonen des Zwischenstücks und des eigentlichen Stiels herausgebildet. Dabei sind die Regionen von so deutlicher Ausbildung und so scharf begrenzt, daß am Vorhandensein von solchen Zonen nicht gezweifelt werden kann. Gegen die Annahme einer graduellen Reduktion spricht auch das Fehlen irgendwelcher Abstufungen innerhalb einer bestimmten Region. Die Ausbildung der Gewebeschichten in einer Zone ist meist durchaus gleichartig; sie ändert sich äußerst rasch und ebenfalls ohne Abstufungen gegen eine andere, benachbarte Region.

Es wurde ebenfalls erwähnt, daß das Ektoderm bei allen untersuchten Meeresformen, mit Ausnahme von *Syncoryne* die Zonengliederung nicht mitmacht, sondern hier können wir wieder eine von

vorn nach hinten fortschreitende Beeinflussung beobachten. Bei *Syncoryne* nimmt das Ektoderm im größten Teil des Hydranthen eine Ausnahmestellung ein, indem es stärkste Einwirkungen erkennen läßt und durch äußerst scharfe, sich bloß auf eine Zellbreite erstreckende Übergänge mit den anderen, noch annähernd normalen Regionen in Verbindung steht.

Wir halten fest: Für die Süßwasserhydroiden als Ganze, für das Ektoderm der Meereshydroiden, mit Ausnahme von *Syncoryne* und für die zweite Reduktionsphase der Tentakel von *Syncoryne* und *Coryne* ist die Annahme eines Axialgradienten auch nach Prüfung der histologischen Verhältnisse durchaus aufrechtzuerhalten. Es muß betont werden, daß bei den Meereshydroiden die Annahme eines Gradienten nur Gültigkeit hat, soweit es sich um den Hydranthen handelt. Der Stiel weicht in seinem Verhalten während der Reduktion stark von dem des Hydranthen ab. Er besteht aus einem viel widerstandsfähigeren Gewebe und wird nur insofern von der Reduktion berührt, als seine Entodermzellen als Phagocyten zu wirken beginnen. Eine weitere Beeinflussung aber ist nicht zu beobachten.

Bei den Meereshydroiden erfolgt die Reduktion des Entoderms und die der Tentakel bei *Clytia* und *Eudendrium* nicht im Sinne eines Gradienten. Der Gradient sollte dem Wortsinn nach ein allmähliches Fortschreiten der Reduktionswelle über den ganzen Hydranthen bewirken. Wir haben aber gerade gesehen, daß die Reduktion häufig nach scharf umschriebenen Regionen erfolgt. Es ließe sich zur Not noch ein anders definierter Axialgradient denken, wenn die verschiedenen Regionen in der Reihenfolge ihrer Beeinflussung hintereinander liegen würden. Ein solcher „Stufengradient" ist aber ebenfalls nicht ausgebildet.

Es ist klar ersichtlich, daß in diesen Fällen nicht ein allgemeiner Axialgradient für die Reduktionserscheinungen verantwortlich gemacht werden kann. Das Ektoderm wird wohl im Sinne eines Gradienten reduziert, nicht aber das Entoderm und in gewissen Fällen wahrscheinlich auch die Tentakel nicht. Würde man für das Entoderm einen umgekehrt gerichteten Gradienten annehmen, so wäre damit die Tatsache nicht erklärt, daß vorderste und hinterste Region reduziert wird, die mittlere aber erhalten bleibt.

Thacher veröffentlichte 1903 eine Arbeit, in der er für eine *Campanularia*-Art zu ähnlichen, allerdings nicht besonders betonten Resultaten kommt. Portmann hat 1926 bei *Aiptasia* den Reduktionsablauf histologisch untersucht und kommt ebenfalls zum Schluß, daß

die Reduktion nicht mit der Annahme eines Gradienten in Übereinstimmung zu bringen ist. Neben dem Mauerblatt und der Fußscheibe, die beide eine starke Beeinflussung erfahren, besitzt das Schlundrohr eine große Widerstandsfähigkeit.

Aus allen diesen Ergebnissen ist immer wieder ersichtlich, daß die Child'sche Gradientenlehre nicht genügt, um alle die komplexen Reduktionserscheinungen zu erklären. Meine Befunde genügen nicht, hier andere Erklärungsversuche zu geben, der bloße Hinweis auf die Unstimmigkeiten möge genügen. Auch läßt die Theorie selber, speziell was die Entstehung des Gradienten und seiner postulierten Beziehungen zu den Organen betrifft, manchen Einwand offen, die aber hier ebenfalls nicht näher erörtert werden sollen.

2. Huxley's „Dominanzwechsel".

Aus meinen Versuchsergebnissen tritt deutlich hervor, daß sich Hydranth und Stiel in der Reduktion grundsätzlich unterscheiden. Mit der vollständigen Resorption des Hydranthen ist der Reduktionsvorgang beendet. Der Stiel selber ist während der Reduktion des Hydranthen größer geworden (die Verlängerung beläuft sich gelegentlich bis auf das Doppelte); in dieser Form kann er wochenlang erhalten bleiben, ohne irgendwelche Veränderungen zu zeigen. Treten einmal Veränderungen auf, so bestehen diese nicht in der weiteren Reduktion, sondern in der Neuproduktion von Hydranthen. Diese letzteren sind immer bedeutend kleiner als die Normaltiere (ca. $^1/_3$), können sowohl am Vorder- wie am Hinterende, als auch an einem Seitenzweig entstehen und werden sehr rasch wieder reduziert. In der Produktion dieser sekundären Hydranthen ist ein gewisser Rhythmus zu beobachten. Auf Hydranthenbildung und dessen nachherige Reduktion folgt meist eine kürzere oder längere Ruhezeit, die von einer erneuten Bildung eines Hydranthen abgelöst wird. Dieser Vorgang kann sich 3—4 mal wiederholen.

Diese Verhältnisse bringen eine Bestätigung für Ansichten, wie sie von Huxley and de Beer (1923) und Huxley (1926) über den Organismus als Ganzes vertreten werden. Huxley geht aus von der Child'schen Auffassung über Dominanz und Subordination innerhalb des Gradienten. Er stellt sich vor, daß in jedem Organismus die Organe untereinander in einem bestimmten Gleichgewicht stehen und sich gegenseitig im Schach halten. Wird irgendeines dieser Organe zerstört oder sonst beeinflußt, so wirkt sich das auf das bestehende Gleichgewicht aus und macht, daß andere Organe eben-

falls Veränderungen erfahren, z. B. größer werden oder in ihren Funktionen gehemmt bleiben.

Huxley stimmt im Prinzip der Child'schen Gradientenlehre und den daraus gezogenen Konsequenzen zu, sieht aber im Organismus, sobald gewisse Differenzierungen vorhanden sind, dieses primäre Reaktionssystem maskiert und verdunkelt durch die eben erwähnten Beziehungen der Organe untereinander.

Im Fall der Hydroiden hätten wir nach Huxley zwei solche sekundäre Systeme, das „Zooidsystem" (Hydranth) und das „Stammsystem" (Hydrocaulus). Werden Hydranth und Stiel in ungünstige Bedingungen gebracht, z. B. Seewasser, das nicht jeden Tag gewechselt wird oder KCN-Lösung, so wird das Gleichgewicht, das zwischen den beiden Systemen besteht, gestört. Der Hydranth, als der höher organisierte und aktivere Komponent wird, in Übereinstimmung mit den Child'schen Anschauungen, in erster Linie beeinflußt; er tritt in Reduktion und bewirkt damit, daß sich das andere System, der Stamm auf seine Kosten vergrößern kann. Ist der Hydranth bei Beginn des Versuches gerade in der Bildung von Geschlechtsprodukten begriffen, so erscheint er bedeutend widerstandsfähiger gegen die Giftlösung, der ganze Reduktionsprozeß wird dadurch verlangsamt. Man beobachtet nicht nur, daß z. B. bei *Coryne* bereits bestehende Gonophoren ausreifen, sondern es werden noch neue an Stellen gebildet, wo $^1/_2$—1 Tag früher nichts von einem Gonophor zu erkennen war. Die Tentakel erfahren während dieser Zeit die gewohnten Veränderungen, der Polyp aber wird nur langsam reduziert und ist selbst auf dem Kolbenstadium noch zur Produktion von Gonophoren fähig. Er bleibt so lange in diesem Zustand, bis die letzten Gonophoren ihre Geschlechtsprodukte ausgereift haben, dann erst erfolgt seine weitere Reduktion.

Eine erneute Bildung von Polypen, sowohl am Vorder- wie am Hinterende ist durchaus möglich. Allerdings bleiben diese letzteren immer klein und werden sehr rasch wieder reduziert. Das Stammsystem ist unter den gegebenen Versuchsbedingungen das Dominierende geworden, das Zooidsystem bleibt nur kümmerlich und kann eine längere, dauernde Dominanz unter diesen Umständen nicht erlangen.

Die in dieser Arbeit beschriebenen Reduktionsversuche stützen die Annahme zweier solcher Systeme bei den Hydroiden. Die Verschiedenheit von Hydranth und Stiel tritt in der Reduktion, wie schon mehrfach erwähnt, klar hervor. Das eine System wird voll-

ständig reduziert, im anderen zeigt sich als einzige Wirkung eine starke Phagocytose der Entodermzellen, eine eigentliche Reduktion aber erfolgt nicht. Die verschiedene Reaktionsweise ist ferner durch eine äußerst bestimmte Grenze markiert.

Abschließend muß betont werden, daß dieses Verhältnis von „Zooid" zu „Stamm" nur für die Meeresformen besteht. Bei den Süßwassertieren fehlt die Ausbildung eines Stammes. Dadurch ist bei diesen Formen ein ganz anderer Reaktionstypus bedingt. Es fällt ohne weiteres auf, daß die Widerstandsfähigkeit des Hydranthen, verglichen mit dem der Meeresformen, bedeutend größer ist. Während daß Zooid einer Meeresform in 2—3 Tagen reduziert wird, hält sich der Hydranth eines Süßwassertieres bis 45 Tage in einer Giftlösung von bestimmter Konzentration. Die vordersten Regionen, Mundkegel und gewisse Teile der Tentakel werden wohl ziemlich rasch rückgebildet, der „Rest" aber zeigt große Widerstandsfähigkeit. Es wäre durchaus denkbar, daß wir in diesen „Resten" das Entsprechende des Stammsystems vor uns hätten. Weitere Reduktionsversuche mit Hydroiden können evtl. wertvolle Beiträge zur komplizierten Morphologie dieses Tiertypus liefern.

3. Rückbildungsvorgänge und Systematik.

Über die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Hydroidengattungen ist nichts Sicheres bekannt. Franz stellt 1924 in seiner „Geschichte der Organismen" den mutmaßlichen Stammbaum so dar, daß er aus einer gemeinsamen Urform, die er Gastraea nennt, als ersten Ast die Formen sich entwickeln läßt, die heute durch *Hydra* und *Chlorohydra* repräsentiert sind; mit dem zweiten Ast leitet er über Hydropolypen ohne Periderm, Athekata zu den Thekaphora hin.

Kückenthal faßt in seinem Handbuch der Zoologie den Stammbaum etwas anders auf. Er unterscheidet zwischen Athekata und Thekata, wobei er letztere als die Fortgeschritteneren betrachtet und *Hydra* an den Anfang der Athekata stellt.

Die systematische Stellung der Süßwasserhydroiden wird durch die beiden Autoren verschieden angegeben, während sie sich über die Beziehungen von Athekata zu Thekata gleich aussprechen.

Aus meiner Arbeit scheint als sichere Tatsache hervorzugehen, daß sich Meerwasser- und Süßwasserhydroiden in ihrer Reduktionsart klar unterscheiden. *Hydra* und *Chlorohydra* zeigen in ihrer Rückbildung nicht die geringsten zonalen Verschiedenheiten; wir haben eine kontinuierliche, von vorn nach hinten sich fortsetzende

Reduktionswelle festgestellt. Die zonalen Unterschiede sind bei *Coryne* und *Syncoryne* bereits angedeutet (das Entoderm der Basal- und Mittelregion kann sehr früh beeinflußt werden) und erreichen ihre bestimmteste Ausbildung bei *Eudendrium*. In gewissem Grade scheint diese Bestimmtheit dadurch bedingt, daß eben das Normaltier bereits sehr reich differenziert ist. *Clytia* weist in einem der möglichen Reduktionsabläufe äußerst scharf begrenzte Zonen auf, im anderen werden diese letzteren undeutlich. Es müßten in diesem Zusammenhang noch weitere thekate Formen untersucht werden, um über diese Frage bestimmtere Aussagen machen zu können. Vielleicht besitzen andere thekate Gattungen eine einheitlichere Reduktion, vielleicht aber ist das Schwanken des Reduktionsablaufs innerhalb gewisser Grenzen die Norm. Thacher erwähnt für *Campanularia* nur eine Reduktionsmöglichkeit mit klaren, zonalen Unterschieden.

Wir halten fest: Die Süßwasserhydroiden besitzen eine wellenförmige, im Sinne eines Gradienten verlaufende Reduktion. Bei *Coryne* und *Syncoryne* ist diese Rückbildungsart gelegentlich noch angedeutet, macht aber meist einer deutlichen regionalen Reduktion Platz, welch letztere bei *Clytia* und *Eudendrium* ihren bestimmtesten Ausdruck erhält. Es zeigt sich deutlich, daß die Süßwasserhydroiden die einfacheren Reduktionsabläufe besitzen und daß die Komplikationen zunehmen, wenn wir athekate und thekate Formen daraufhin untersuchen. In dieser Hinsicht läßt sich also eine Beziehung zwischen Reduktionsart und systematischer Stellung beobachten.

Für gewisse Formen werden die zonalen Unterschiede erst durch die Reduktion deutlich, während sie beim Normaltier nur mehr oder weniger hervortreten. Es ist z. B. bei der Untersuchung des Entoderms eines Normaltieres von *Coryne* oder *Syncoryne* nicht zu erkennen, weshalb gerade die basalen und mittleren Regionen anders auf die Giftlösung reagieren, als die weiter vorn liegenden und die des Mundkegels. Bei anderen Formen z. B. *Eudendrium* ist, wie eben bemerkt, bereits beim normalen Tier die zonale Differenzierung eine sehr ausgeprägte.

Es besteht nun die Möglichkeit, in diesen, durch die Reduktion hervortretenden oder bereits vorher vorhandenen Regionen die ersten Andeutungen von Organen zu sehen. Das Verhalten der einzelnen Gewebezonen kann während der Reduktion so stark voneinander abweichen, daß die Übergänge von einer Region in die andere durch äußerst scharfe Grenzen markiert werden.

Es würde sich in diesem Fall um eine sehr primitive Form von Organen handeln; es wären vorwiegend erst physiologische Unterschiede in einer, bei histologischer Prüfung einheitlichen Gewebeschicht, die die Organe ausmachen. Wieweit diese Möglichkeit zutrifft, kann durch diese Untersuchung nicht geklärt werden; sie soll auch lediglich als ein Hinweis gewertet werden.

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

a) Spezielle Ergebnisse.

1. Bei allen untersuchten Arten findet unter dem Einfluß einer KCN-Lösung eine Dedifferenzierung statt. Die Beobachtung des äußeren Ablaufes ergibt, daß bei allen Arten Mundkegel und Tentakel zuerst reduziert werden, und die Reduktion der Polypenkörper erst nach deren vollständigen Rückbildung erfolgt.

2. Die Süßwasserhydroiden zeigen bei histologischer Prüfung eine graduelle, von vorn nach hinten sich fortsetzende Rückbildung, sowohl was Tentakel als auch Polypenkörper betrifft.

3. Die Wintertiere von *Coryne* weisen bei der Reduktion eine gewisse Ähnlichkeit mit der der Süßwassertiere auf, indem die Hauptreduktionsvorgänge ebenfalls von vorn nach hinten erfolgen. Bei den Sommertieren ist eine stärkere Beeinflussung der Basal- und Mittelregion zu beobachten, die zeitlich vor Tentakel- oder Mundreduktion zu setzen ist. Die Tentakel, sowohl dieser Art als auch von *Syncoryne*, werden durch die Bildung eines Achsenkanals auf die Form derjenigen der Süßwassertiere gebracht; die eigentliche Reduktion erfolgt gleich wie bei den letzteren.

4. Bei der langsamen Reduktion von *Syncoryne* ist eine starke und frühe Einwirkung auf das Entoderm der Basal- und Mittelregion zu konstatieren. Die Rückbildung der Tentakel und des Mundkegels erfolgt erst nach diesen Vorgängen. Das Ektoderm nimmt, verglichen mit dem der anderen Formen, eine Ausnahmestellung ein; es wird innerhalb der Region, in der die Tentakel sitzen, stark verändert und geht mit scharfen Grenzen in die noch normal gebliebenen Zonen über. Bei der selteneren, sehr raschen Dedifferenzierung zerfällt die vordere Hälfte des Tieres ohne bestimmte regionale Unterschiede zu zeigen.

5. *Eudendrium* läßt bei der Reduktion eine deutliche Ausbildung von Regionen erkennen. Es ist vor allem das Entoderm, in dem solche Zonen sichtbar werden, während das Ektoderm diese Gliede-

rung nicht aufweist. Die erste Region mit einer Einwirkung ist die Basal- und Mittelzone; als zweite folgt die des Mundkegels, während die dazwischen liegende Zone des Zellringes erhalten bleibt. Die Zahl der Regionen wird noch dadurch vermehrt, daß sich zwischen Stiel und Hydranth das sogenannte Zwischenstück einschiebt. In diesem Zwischenstück fehlt die, für den Stiel so charakteristische phagocytäre Tätigkeit von Seiten der Entodermzellen. Die Rückbildung der Tentakel erfolgt bei dieser Art und auch bei *Clytia* wahrscheinlich in dem Sinne, daß die Entodermzellen zuerst auswandern, an der Basis beginnend. Hat dieser Prozeß die Spitze erreicht, so wird er durch die in umgekehrter Richtung erfolgende Rückbildung des Ektoderms abgelöst.

6. *Clytia* zeigt, was die Reduktion betrifft, zwei Möglichkeiten. Die erste lehnt sich weitgehend an die von *Eudendrium* an. Das Entoderm der Mittel- und Basalregion erfährt zuerst eine Einwirkung und wird abgelöst durch die Reduktion des Mundkegels. Die Phagocytose im Stielentoderm ist durchgehend zu beobachten, ein Zwischenstück ist nicht nachweisbar. Bei der zweiten Möglichkeit bleibt die Basal- und Mittelregion zum großen Teil erhalten und wirkt genau wie das gesamte Stielentoderm als phagocytäre Zellschicht. Die Rückbildung des Ektoderms erfolgt in beiden Fällen gleich; es erfährt nur immer in der Region eine Veränderung, die gerade in Resorption steht.

b) Allgemeine Ergebnisse.

1. Die histologische Prüfung des Reduktionsvorganges ergibt, daß die Rückbildung der Süßwasserhydroiden als Ganze, die des Ektoderms bei allen Meeresformen mit Ausnahme von *Syncoryne* und die der Tentakel bei *Syncoryne* und *Coryne* im Sinne eines Axialgradienten erfolgt. Die Reduktion des Entoderms bei allen Meeresformen, die des Ektoderms bei *Syncoryne* und wahrscheinlich die der Tentakel bei *Clytia* und *Eudendrium* läßt sich mit der Annahme eines Gradienten nicht in Übereinstimmung bringen. Die graduelle, von vorn nach hinten fortschreitende Reduktion ist in diesen Fällen durch eine regionale ersetzt.

2. Hydranth und Stiel unterscheiden sich in der Rückbildung wesentlich. Mit der Resorption des Hydranthen hört die Reduktion auf; der Stiel erfährt nur insofern eine Einwirkung, als seine Entodermzellen eine starke Phagocytose-Tätigkeit erkennen lassen. Die Befunde stützen die Annahme von zwei Systemen, eines „Zooid-

systems“ und eines „Stammsystems“, die untereinander in einem Verhältnis stehen, wie es von Huxley als Dominanz-Subordination bei verschiedenen niederen Organismen beschrieben wurde.

3. Zusammenhänge zwischen den Reduktionsabläufen und der systematischen Stellung der untersuchten Arten sind wahrscheinlich. Die Süßwasserhydroiden zeigen eine graduelle Reduktion. *Eudendrium* und *Clytia* erfahren eine deutlich ausgebildete regionale Rückbildung, während *Syncoryne* und *Coryne* eine gewisse Mittelstellung einnehmen. Die hier erwähnten Verschiedenheiten stützen eine Auffassung, welche die Süßwasserhydroiden als relativ einfachere, die thekaten Meeresformen als differenzierter und die athekaten marinen Polypen als Zwischenformen auffaßt.

Literaturverzeichnis.

Allman, G. J., 1871, Monograph of the Tubularian or Gymnoblastic Hydroids, in: London. Roy. Soc.

Beutler, R., 1924, Experimentelle Untersuchungen über die Verdauung bei Hydra, in: Ztschr. vergl. Physiol., Vol. 1.

Child, C. M., 1915, Individuality in Organisms. Chicago.

—, 1915, Senescence and Rejuvenescence, in: University of Chicago Preß.

—, 1919, 1923, 1925, The Axial Gradients in Hydrozoa, II, in: Biol. Bull., Vol. 37; V, Vol. 45; VII, Vol 48.

—, 1924, Physiological Foundations of Behaviour. New York.

—, 1929, The physiological gradients. Protoplasma, Vol. 5.

Child, C. M. and Hyman, L., 1919, The axial Gradients in Hydrozoa, I, in: Biol. Bull., Vol. 36.

Citron, E., 1902, Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues von Syncoryne Sarsii, in: Arch. Naturg.

v. Gelei, J., 1924, Beiträge zur Cytologie der Hydra grisea, nebst einigen biologischen Bemerkungen, in: Ztschr. Zellen- u. Gewebelehre, Vol. 1.

—, 1925, Bemerkungen zur morphologischen-physiologischen Gliederung des Körpers unserer Süßwasserpolypen, in: Zool. Anz., Vol. 64.

—, 1927, Das Rätsel der Nesselzellen, in: Biol. Ztrbl., Vol. 47.

Goetsch, W. und Hellmich, W., 1931, Feldtheorie, Gradientenlehre und relative Determination, ibid., Vol. 51.

Hadzi, J., 1907, Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen, in: Arb. Zool. Inst. Wien, Vol. 17.

—, 1907, Über das Nervensystem von Hydra, ibid., Vol. 17.

—, 1909, Die Entstehung der Knospe bei Hydra, ibid., Vol. 18.

Hincks, Th., 1868, A history of the British Hydroid Zoophytes, London.

Huxley, J. S., 1921, Studies in Dedifferentiation II. Dedifferentiation and Resorption in Perophora, in: Quart. Journ. micr. sc., Vol. 65.

—, 1926, Studies in Dedifferentiation VI. Reduction Phenomena in Clavellina lepadiformis, in: Publ. della Staz. Zoll. Napoli Vol. 7.

Huxley, J. S. and de Beer, G. R., 1923, Studies in Dedifferentiation 4. Differential Inhibition in Obelia and Campanularia, in: Quart. Journ. micr. sc., Vol. 67.

Jickeli, C. F., 1883, Der Bau der Hydroidpolypen I. u. II., in: Morphol. Jahrb. v. Gegenbauer Vol. 8.

Kanajew, J., 1926, Über den histologischen Bau des Entoderms im Mundkegel von Pelmatohydra oligactis, in: Zool. Anz., Vol. 67.
—, 1926, Einige histologische Beobachtungen über das Entoderm der Pelmatohydra oligactis bei der Regeneration, ibid., Vol. 67.
—, 1928, Über den Porus aboralis bei Pelmatohydra oligactis, ibid., Vol. 76.
Mattes, O., 1925, Die histologischen Vorgänge bei der Wundheilung und Regeneration von Hydra, ibid., Vol. 62, 63.
Mc. Connell, C., 1931, A detailed study of the Entoderm of Hydra, in: Journ. of Morph. and Physiol., Vol. 52.
Parker, J., 1880, On the Histology of Hydra fusca, in: Quart. Journ. micr. sc., Vol. 20.
Portmann, A., 1926, Studien über Dedifferenzierung bei der Seeanemone Aiptasia carnea, in: Ztschr. Zellforsch. u. mikr. Anat., Vol. 4.
—, 1927, Dedifferenzierung bei Seeanemonen und ihre Bedeutung für das Problem des Axialgradienten, in: Revue Suisse de Zool., Vol. 34.
Roskin, G., 1922, Über den feineren Bau der Epithelmuskelzellen von Hydra grisea und fusca, in: Anat. Anz., Vol. 56.
Schneider, K. C., 1890, Histologie von Hydra fusca etc., in: Arch. mikr. Anat., Vol. 35.
Schulze, F. E., 1873, Über den Bau von Syncoryne Sarsii, Leipzig.
Schulze, P., 1918, Die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Lebensvorgänge bei Hydra, in: SB. Ges. Nat. Freunde, Berlin.
—, Der Bau und die Entladung der Penetranten von Hydra, in: Arch. Zellforsch., Vol. 16.
—, 1922, Bestimmungstabelle der deutschen Süßwasserpolypen, in: Zool. Anz., Vol. 54.
Schultz, E., 1906, Über Reduktionen II. Über Hungererscheinungen bei Hydra fusca, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 21.
Steche, O., 1911, Hydra und die Hydroiden, Leipzig.
Strelin, 1929, Zur Frage über den morphologischen Bau und die Herkunft einiger Zellelemente von Pelmatohydra oligactis, in: Zool. Anz., Vol. 79.
Teissier, G. et Volkonsky, M., 1929, Les Granulations Pigmentaires de Sertularella (Hydraire) et de Clathrina (Eponge). Etude Comparée, in: Bull. Soc. Zool France, Vol. 54.
Thacher, H., 1903, Absorption of the Hydranth in Hydroid Polyps, in: Biol. Bull., Vol. 5.
Wermel, E., 1927, Zytologische Studien an Hydra, in: Ztschr. Zellforsch. u. mikr. Anat., Vol. 4.
Wilson, H. N., 1923, Dedifferentiation in Hydroids and Ascidians, in: Journ. Elisha Mitchell Soc., Vol. 39.

Zeichenerklärung zu den Abbildungen.

A symbiontische Algen
aB abgekugelte Becherzelle
aEcm abgekugelte ganze Entodermmuskelzelle oder ein Teil davon
aEnm abgekugelte ganze Entodermmuskelzelle oder ein Teil davon
B Becherzelle der Proboscis
Dr ektodermale Drüsenzelle
Ec Ektoderm
Ecm Ektodermmuskelzelle
En Entoderm
Enm Entodermmuskelzellen
F Fuß
G Ganglienzelle
Iz Interstitielle Zelle
K Kern
Ki Kern einer interstitiellen Zelle
Kö Körnerzelle (Eiweißdrüsenzelle)
M Mesogloea
Mu Muskelfaser
N Nukleolus
Ne Nesselzelle
Nk Nesselkapsel
P Periderm
Ph Phagocytiertes Zellmaterial
S Sekretkugel
Te Tentakel
Th Theka
Tk Tentakelkanal
Tö Tentakelhöcker
Z Zwischenstück
Zr Zellring

Curriculum vitae.

Am 1. September 1906 wurde ich, Karl Bäschlin, von Schaffhausen, in Basel geboren, als Sohn des Karl Bäschlin, Wirt und der Anna, geb. Messmer. In Basel besuchte ich die Primarschule und einen Teil der unteren Realschule. Nach der Übersiedelung meiner Eltern nach Schaffhausen setzte ich meine Ausbildung an der dortigen Kantonsschule fort und bestand im Herbst 1925 die Maturitätsprüfung an der Realabteilung. Im Wintersemester 1925/26 immatrikulierte ich mich an der philosophischen Fakultät der Universität Basel. Vom Oktober 1929 bis Oktober 1931 war ich 2. Assistent an der Zoologischen Anstalt. Im Mai 1930 bestand ich das Mittelschullehrer-Examen in Zoologie, Botanik, Geographie und Chemie.

Ich besuchte die Vorlesungen und Kurse der Herren Professoren resp. Privatdozenten: Buxtorf, Cadisch, Erlenmeyer, Fichter, Hagenbach, Handschin, Hassinger, Jaeger, Ostrowski, Portmann, Reinhard, Rupe, Schüepp, Senn, Spiro, Vischer, Vosseler, Zschokke.

Die vorliegende Arbeit begann ich unter der Leitung von Prof. Dr. A. Portmann im Herbst 1928 an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.